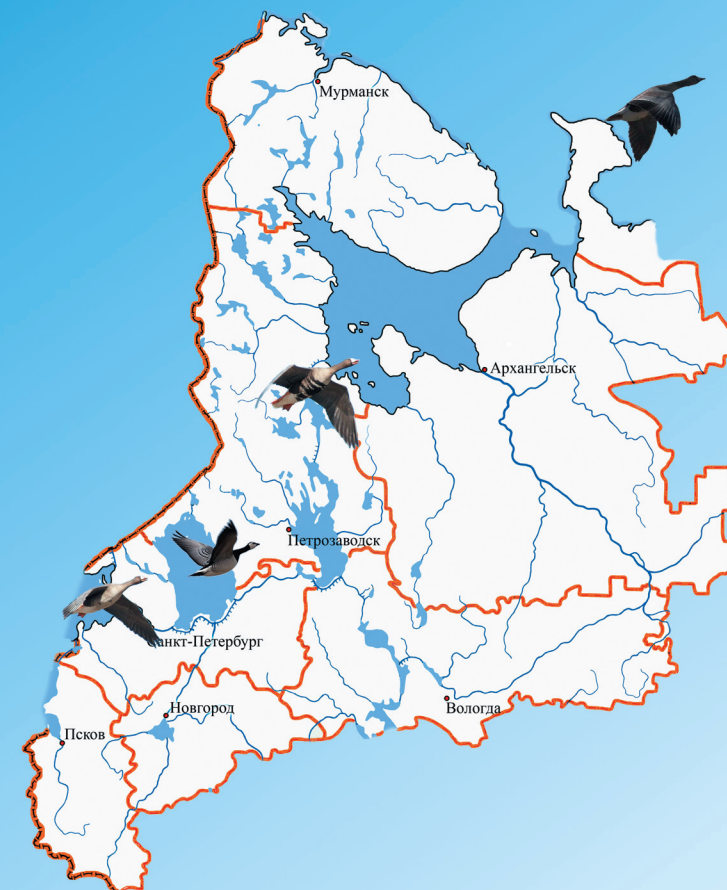


МОНИТОРИНГ И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

МОНИТОРИНГ И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
ТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ



УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

**МОНИТОРИНГ И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
ТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ**

Петрозаводск 2010

УДК 630*228.81:574.1(470.1/2)
ББК 43.4(231)

М 77 Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / Под общей редакцией П. И. Данилова. – 2010. – 310 с.
Табл. 53. Ил. 114.
ISBN 978-59274-0435-3

В монографии обобщены результаты изучения биоразнообразия (видового, популяционного, ценотического) водных, водно-болотных и наземных экосистем Европейского Севера России. В ней обсуждается структура флоры и фауны, механизмы и закономерности динамики ареалов видов, их обилия, численности, структуры популяций, некоторые особенности антропогенных сукцессий северных экосистем, а также вопросы охраны и восстановления редких представителей растительного и животного мира.

Монография может быть полезна широкому кругу читателей – биологам, специалистам в области природопользования и охраны окружающей среды, преподавателям вузов, аспирантам и студентам.

Рекомендована к изданию ученым советом Института биологии КарНЦ РАН.

УДК 630*228.81:574.1(470.1/2)
ББК 43.4(231)

*Издается при финансовой поддержке
Программы Отделения биологических наук РАН
«Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»*

Под общей редакцией
профессора П. И. Данилова

Рецензенты
д. б. н. Е. П. Иешко
д. б. н. А. М. Крышень

ISBN 978-59274-0435-3

© Институт биологии Карельского научного центра РАН, 2010
© Коллектив авторов, 2010

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие (<i>Н. Н. Немова</i>)	4
Введение (<i>О. Н. Лебедева</i>)	5
Глава 1. Мониторинг растительного покрова	
1.1. Мониторинг флоры Карелии (<i>О. Л. Кузнецов, А. В. Кравченко</i>)	7
1.2. Мониторинг флоры и растительности болотных экосистем (<i>О. Л. Кузнецов, С. И. Грабовик</i>)	19
1.3. Листостебельные мхи как объект мониторинга (<i>А. И. Максимов</i>)	31
1.4. Ягодные растения болот (<i>В. К. Антипин, П. Н. Токарев</i>)	36
Глава 2. Луговые фитоценозы	
2.1. Мониторинг флоры и растительности лугов (<i>С. Р. Знаменский</i>)	55
2.2. Биоразнообразие луговой растительности островов Ладожского озера (<i>Г. Ф. Лайдинен</i>)	70
Глава 3. Фауна водных экосистем	
3.1. Виды – индикаторы (<i>Н. В. Ильмаст, О. П. Стерлигова, В. Я. Первозванский</i>)	79
3.2. Ресурсные виды (<i>Н. В. Ильмаст, О. П. Стерлигова, В. Я. Первозванский</i>)	81
3.3. Виды – вселенцы (<i>О. П. Стерлигова, Н. В. Ильмаст</i>)	85
3.4. Редкие и охраняемые виды рыб (<i>В. Я. Первозванский, О. П. Стерлигова, Н. В. Ильмаст, Ю. А. Шустов</i>)	91
Глава 4. Фауна наземных позвоночных	
4.1. Птицы	105
4.1.1. Ресурсные виды птиц . Водоплавающие птицы (<i>Н. В. Лапшин, В. Б. Зимин, А. В. Артемьев, Т. Ю. Хохлова,</i>)	105
4.1.2. Тетеревиные птицы (<i>П. И. Данилов, В. В. Белкин, Ю. П. Курхинен</i>)	125
4.1.3. Распределение и численность редких и охраняемых видов птиц (<i>А. В. Артемьев, С. В. Сазонов, В. Б. Зимин, Н. В. Лапшин, Т. Ю. Хохлова</i>)	139
4.1.4. Общая характеристика миграций птиц Европейского Севера России по данным кольцевания (<i>Н. В. Лапшин</i>)	156
4.2. Млекопитающие	158
4.2.1. Виды индикаторы (<i>П. И. Данилов, К. Ф. Тирронен</i>)	158
4.2.2. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих (<i>Э. В. Ивантер, А. Е. Якимова</i>)	170
4.2.3. Ресурсные виды (<i>П. И. Данилов, В. В. Белкин, Ф. В. Фёдоров, Л. В. Блюдник, К. Ф. Тирронен, Д. В. Панченко</i>)	195
4.2.4. Новые виды млекопитающих (<i>П. И. Данилов</i>)	260
Глава 5. Сохранение биоразнообразия и охраняемые природные территории	
5.1. Охрана болот Карелии (<i>В. К. Антипин, О. Л. Кузнецов, П. Н. Токарев</i>)	283
5.2. Некоторые заповедные водоемы Карелии и их рыбное население (<i>О. П. Стерлигова, Ю. А. Шустов, В. Я. Первозванский, Н. В. Ильмаст, С. П. Китаев</i>)	295
5.3. Охрана редких видов птиц (<i>А. В. Артемьев, С. В. Сазонов</i>)	306
5.4. Об охране охотничьих животных (<i>П. И. Данилов</i>)	308

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая монография – плод труда большого коллектива авторов, каждый из которых вложил в эту книгу свои знания и представления о биологическом разнообразии. Все они профессионально занимаются исследованиями в области мониторинга и сохранения биологического разнообразия и биологических ресурсов Европейского Севера России в течение многих лет. Биологическое разнообразие – главный природный ресурс на Планете, обеспечивающий возможность устойчивого существования, экономического, социального и культурного развития человечества. Без сохранения биоразнообразия невозможно поддерживать необходимое для населения качество окружающей среды, сохранять здоровье людей, обеспечивать стабильность экономики. Оптимальное управление биоразнообразием и его эффективное сохранение могут быть основаны только на точных фундаментальных данных о современном состоянии и тенденциях изменения объектов живой природы, на знании путей формирования разнообразия биосистем и его влиянии на биосферные процессы.

Сотрудниками Института биологии КарНЦ РАН в ходе многолетних исследований, в рамках проектов федеральных, региональных и ведомственных Программ и научных Фондов, проводились: инвентаризация, оценка состояния и изучение динамики биоразнообразия Европейской тайги. Определены тренды динамики ряда ресурсных видов растений и животных под влиянием естественных и антропогенных факторов, разработаны принципы регионального мониторинга биоразнообразия и биологических ресурсов, предложены практические рекомендации по сохранению и восстановлению биологического разнообразия, созданы базы данных и электронные карты. Результаты исследований, которые приведены в монографии, имеют значение для прогнозирования состояния экосистем региона и их неистощительного использования.

Уверена, что эта книга будет полезна для широкого круга читателей – биологов, специалистов в области природопользования и охраны окружающей среды, преподавателей ВУЗов, аспирантов и студентов.

Директор Института биологии КарНЦ РАН
доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАН

Н. Н. Немова

**«Да произрастит земля зелень,
траву, сеющую семя, дерево
плодовитое... да произведет вода
пресмыкающихся... рыб... и птиц
над землею..., и животных...»**

БЫТИЕ гл. 1, стихи 1–25

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время в биосфере, главным образом под действием антропогенных факторов, всё интенсивнее происходят структурные и функциональные изменения наземных и водных экосистем, выражающиеся в изменении видового состава и распространения ряда видов растений и животных, фрагментации биотопов и ландшафтов, изменении структуры фитоценозов и популяций животных, их пространственной и генетической фрагментации, что в конечном итоге приводит к деструкции коренных экосистем и нежелательным изменениям экологического фона человека.

Эти явления требуют постоянного контроля в виде мониторинговых наблюдений за изменением биоразнообразия, вызванным природными и антропогенными факторами. При этом необходимы оценка силы влияния этих факторов, выяснение механизмов и закономерностей динамики функционирования экосистем, позволяющих прогнозировать и предотвратить нежелательные последствия изменения окружающей природной среды.

Под мониторингом биоразнообразия понимается комплексная информационная система наблюдений за состоянием микроорганизмов, объектов растительного и животного мира, средой их обитания в целях выявления, анализа и прогнозирования возможных изменений на фоне естественных процессов и под влиянием антропогенных факторов. Мониторинг проводится с разными целями, с различной полнотой наблюдений, охватывая как отдельные виды, популяции или экосистемы, так и глобальные наблюдения из космоса за биосферой в целом. На практике чаще ведётся региональный мониторинг, который требует и особой методологии и учета ландшафтно-географических особенностей района исследований.

Активные исследования в названных направлениях широко развернулись в странах Западной Европы после принятия Конвенции о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 1992). Это выразилось в развитии мониторинга биоразнообразия в рамках различных международных проектов под эгидой ЮНЕСКО, МСОП и других организаций. Свидетельством их активной деятельности являются издание списков редких видов и «Красных книг» различного уровня (от региональных до международных), большое число международных конференций, широкая образовательная и просветительская деятельность.

В России изучение этих вопросов имеет многолетнюю историю – это стационарные исследования в заповедниках («Летописи природы»), на модельных полигонах институтов РАН, ВУЗов и других организаций.

Институт биологии Карельского научного центра РАН почти 50 лет проводит углубленные и многоплановые исследования в области мониторинга состояния биологического разнообразия Европейского Севера России. Они включают выявление, анализ и прогнозирование изменений растительного и животного мира на фоне естественных процессов и антропогенных воздействий. В результате накоплен огромный фактический материал (30–50-летние ряды наблюдений), послуживший основой для целого ряда фундаментальных научных разработок (Данилов, 1986, 2005, 2009; Ивантер и др., 1985; Ивантер, Макаров, 2001; Зимин, 1988, 1990, 2001; Елина и др., 2000; Кравченко, Кузнецов, 2001; Артемьев, 2009; Юрковская, Елина, 2009; Elina et al., 2010), патентов (20) и практических рекомендаций, многие из которых признаны научной общественностью (Красная книга Карелии, 1995; Красная книга Восточной Финляндии, 1998; Красная книга Республики Карелия, 2007). Эта база позволила разработать региональную зонально-ландшафтную (для Европейской тайги) методологию мониторинга биоразнообразия, включающую определение принципов и способов его организации.

Необходимость разработки региональной методологии мониторинга биоразнообразия обусловлена, прежде всего, тем, что на территории России представлено всё разнообразие внетропических природных экосистем и сосредоточено основное видовое разнообразие Северной Евразии. Особенности

природно-климатических условий означенной территории, различная степень трансформации её экосистем, в том числе сравнительно хорошая их сохранность, специфика видового и популяционного состава требуют дифференцированного подхода к организации мониторинга биоразнообразия.

Исторически сложилось так, что самые продолжительные исследования мониторингового характера ведутся на территории Республики Карелия, которая представляет собой весьма удобный полигон для изучения биологического разнообразия (популяционного, видового, ценотического). Во-первых, в силу разнообразия природных ландшафтов с типичными флорой и фауной Европейской тайги. Флора представлена более 4000 видов (высшие растения, водоросли, мхи, грибы, лишайники); фауна насчитывает более 20 400 видов (беспозвоночные и позвоночные животные). Многие из них находятся здесь на пределе ареалов. Ресурсные виды растений и животных испытывают сильный антропогенный пресс, в результате сокращается область распространения и численность некоторых видов.

Во-вторых, более половины территории Республики Карелия покрыто лесом. Значительная часть лесных массивов нарушена рубками. Сравнительно крупные участки мало трансформированных коренных старовозрастных лесов сохранились в приграничной зоне с Финляндией и ряде районов республики. Сохранились также фаунистические комплексы, тогда как некоторые виды на смежных территориях стали редкими и исчезающими. Особенностью региона является обилие и разнообразие болот, занимающих около 30 % площади. В северных районах республики они находятся в естественном состоянии, на юге значительно трансформированы мелиорацией. Естественные луга занимают около 1 % площади, и в большинстве своем являются вторичными. Уникальна гидрографическая сеть. Она включает 26,7 тыс. рек и более 62 тыс. озер, в том числе – крупнейшие пресные водоемы Европы – Ладожское и Онежское озера, а также часть акватории Белого моря. Обитающие в них рыбы являются составной частью биоразнообразия, при этом 58 видов и около 120 форм являются ресурсными. Все вышеизложенное позволяет представить территорию как модельный полигон для разработки региональной (для таежного биома) методологии мониторинга биоразнообразия.

Основными объектами исследования стали характерные для таежного биома:

- экосистемы: наземные (коренные и вторичные леса, вторичные луга), водно-болотные (естественные и мелиорированные болота), водные (озера и реки);
- популяции: мхов и сосудистых растений, рыб, птиц и млекопитающих, редких, ресурсных и фоновых видов.

Мониторинг биоразнообразия осуществлялся с использованием традиционных стационарных и маршрутных методов, методов дистанционного зондирования: радиотелеметрии и радиоскрининга, аэрофотосъемки и ГИС-технологий.

Исследования выполнены в рамках Программы фундаментальных научных исследований РАН на период 2007–2011 годы, Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2008–2012 годы, ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям науки и техники гражданского назначения» п/п «Биологическое разнообразие», ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России» на 2007–2012 годы, международных проектов, финансируемых Минпромнауки России, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», Программ фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования» и «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга», проектов РФФИ, международных проектов, финансируемых международными организациями. Эти исследования входят в число приоритетных направлений научно-технической политики РФ по разделам «Живые системы» и «Рациональное природопользование».

Авторский коллектив благодарен коллегам из заповедников и национальных парков Карелии и Финляндии за помощь в проведении полевых и экспериментальных исследований, а также рецензентам книги за детальный её анализ и профессиональные замечания, учтённые в окончательном её варианте.

О. Н. Лебедева

Глава I. МОНИТОРИНГ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

1.1. МОНИТОРИНГ ФЛОРЫ КАРЕЛИИ

Термин «мониторинг» появился в научном обращении в середине 70-ых годов прошлого века (Израэль, 1974), под ним стала пониматься организация наблюдений и анализ природной среды с целью выявления ее реакции на различные формы антропоического воздействия. Он стал широко использоваться как в климатологических и гидрологических исследованиях, так и в широком спектре эколого-биологических работ. Исходя из этого, мониторинг растительного покрова следует рассматривать как составную часть исследований биоразнообразия, биологических ресурсов и динамики экосистем на различных уровнях организации. Он в свою очередь подразделяется на мониторинг флоры и мониторинг растительности. Объектами наблюдений и анализа при этом выступают **флора**, исторически сложившаяся совокупность видов (включая и таксоны более низкого ранга: подвиды, формы) растений на определенной территории, и **растительность** – совокупность растительных сообществ на модельных территориях различного масштаба или участках одного типа растительности (лесной, болотной, луговой). В зависимости от задач и широты географического охвата различают уровни мониторинга: глобальный (федеральный), региональный и локальный.

Первоначально мониторинг трактовался как выявление изменений природы под воздействием антропоических факторов. Однако их влияние может быть выявлено и оценено только при наличии полноценных данных по параметрам естественных нетрансформированных экосистем, поэтому возникла необходимость проведения и *фонового мониторинга*.

Мониторинг растительного покрова на глобальном и региональном уровнях, в первую очередь состояния лесного покрова, проводится по материалам аэро- и космических съемок, данным периодического лесоустройства. При этом он ведется по различным аспектам состояния и использования лесов, лесным пожарам, повреждениям лесов насекомыми и т. д. Такие работы выполняются как академическими, так и ведомственными учреждениями, их результаты излагаются в многочисленных публикациях в России (Мониторинг..., 1997, 2008а и многие др.) и за рубежом (Maintaining..., 1999; Kasvit., 2001; Monitoring..., 2003; Мониторинг..., 2008б и др.).

Локальный мониторинг предусматривает многолетние наблюдения с различной периодичностью на небольших участках: модельных полигонах, постоянных пробных площадях, трансектах. Часто в качестве модельных полигонов используются участки территорий заповедников, национальных парков и других ООПТ. Таковыми являются многолетние стационарные исследования, часто они комплексные, ведущиеся многими академическими учреждениями, а также заповедниками страны (Летописи природы). По некоторым объектам имеются ряды наблюдений за несколько десятилетий (Рысин, 1995, 2007; Мониторинг..., 2003; Маслов, 2004, 2009 и др.), в том числе и в Карелии (Юдина, Максимова, 1993; Кузнецов, Саковец, 2006; Скороходова, 2006; Громцев и др., 2010 и др.), которые представляют большую научную ценность и позволяют установить закономерности динамики экосистем. При таких исследованиях объектами мониторинга являются участки растительного покрова, отдельные сообщества, а также часто локальные флоры, популяции модельных видов, чаще всего охраняемых и редких. Очень ценны результаты параллельного мониторинга объектов биоразнообразия разного уровня на естественных (фоновых) и трансформированных территориях в сходных природных условиях.

Состав и структура флоры разных регионов обусловлены как длительностью процессов флорогенеза (от нескольких тысячелетий до сотен миллионов лет), так и степенью изолированности территории, интенсивностью вовлечения в хозяйственное использование и многих других факторов.

Наиболее часто объектами изучения и анализа являются **региональные флоры** сосудистых растений (от флористического района до крупных административных регионов и отдельных стран), а также **конкретные флоры**, охватывающие территории от нескольких десятков до сотен квадратных километров, как правило, в пределах одного типа ландшафта (Толмачев, 1931; Юрцев, 1975, 1982, 1987; Юрцев и др., 2001). Флоры еще более мелких по площади территорий (обычно окрестностей населенного пункта, научного стационара) рассматриваются как **локальные флоры** или пробы флористической ситуации и также широко используются в сравнительной флористике и для

мониторинга (Шеляг-Сосонко, 1980; Юрцев, 1982; Юрцев, Камелин, 1987; Куваев, 2009 и др., 1992; Куваев, Куваев, 2009 и др.). При этом флоры отдельных экотопов (лесов, лугов, болот, водоемов) рассматриваются как объединенные **парциальные флоры** (или объединенные ценофлоры), они также служат объектами мониторинга, как на региональном, так и локальном уровне.

Таким образом, результаты любых повторных наблюдений состава флоры от региона до конкретного местообитания (локалитета) можно считать мониторингом флоры.

Во многих европейских странах флористические исследования и мониторинг флоры проводятся с использованием сети регулярных квадратов со сторонами от 10 до 100 км (Atlas..., 1972). На протяжении ряда десятилетий такой мониторинг состояния фоновых (индикаторных) и редких видов ведется Лесной службой и Министерством окружающей среды Финляндии (Uhanalaiset..., 1997; Kasvit..., 2001; Putkilakasvit..., 2002). Регулярные квадраты были использованы и при картировании распространения охраняемых видов в изданиях Красной Книги Карелии (1995, 2007).

В России, в связи с огромностью территории и слабой изученностью флоры многих регионов, говорить о реальном глобальном мониторинге флоры всей страны не приходится. В какой-то мере таковым можно считать периодическое переиздание Красной Книги РФ, новая редакция тома «Растения и грибы» вышла в 2008 году (Красная..., 2008), Она была подготовлена около 10 лет назад, и ее данные отчасти устарели.

Многоплановый мониторинг флоры в большинстве административных регионов (республик, областей) России также не ведется, однако отслеживается состояние редких видов и изданы Красные книги во многих регионах, в некоторых уже по 2–3 издания с интервалами в 10 и более лет. Наиболее полно и методически грамотно ведется мониторинг флоры в заповедниках, во многих на протяжении нескольких десятилетий, в рамках «Летописей природы», начаты такие работы в ряде национальных парков.

Флоры ООПТ небольшой площади (до нескольких десятков тыс. га) и однообразными ландшафтными условиями следует рассматривать как конкретные. На территориях более крупных ООПТ необходимо выделять ряд конкретных флор или относить такую флору к субрегиональной. Так, национальный парк «Водлозерский» площадью 477 тыс. га расположен в подзонах северной и средней тайги и в двух флористических районах восточной Фенноскандии, поэтому на его территории необходимо анализировать и вести мониторинг нескольких конкретных или локальных флор. Такая же ситуация в национальном парке «Паанаярви», включающем большие участки двух различных типов ландшафта.

Региональная флора Карелии является очень молодой и миграционной по своему происхождению (Цинзерлинг, 1932; Раменская, 1983). Она начала формироваться в позднеледниковье по мере освобождения территории от льдов последнего Валдайского оледенения путем миграции растений из прилегающих регионов, не занятых ледником или освободившихся от него несколько ранее. В течение позднеледниковья и голоцена состав флоры Карелии претерпевал значительные изменения, о чем свидетельствуют результаты спорово-пыльцевого анализа озерно-болотных отложений (Елина, 1981; Лаврова, 2005; Елина, и др., 2000; Филимонова, 2005; Юрковская, Елина, 2009 и др.). Растительный покров, близкий по составу и структуре современному, сложился на территории республики к середине субатлантического периода (1000–1200 лет назад), антропогенного воздействия на него в то время практически не было в связи с малонаселенностью региона и отсутствием земледелия, которое начало развиваться здесь только с середины I тысячелетия н. э. в Приладожье (Vuorela et al., 2001; Ahokas, 2009) и на рубеже I и II тысячелетий в других южных районах Карелии (Лаврова, 2005). При этом процессы флорогенеза продолжаются и в настоящее время. Теперь они тесно связаны с хозяйственной деятельностью человека, в результате которой возникают нарушенные и вторичные местообитания, по которым идет расселение по территории как некоторых местных (аборигенных), так и многих заносных (адвентивных) видов.

Изучение флоры Карелии началось в середине XIX века, сначала финскими, а затем и русскими ботаниками. Первой сводкой, в которой содержатся сведения о составе флоры современной территории Карелии в самом начале XX века, является «Определитель растений Финляндии» (Cajander, 1906). В нем также приводятся данные о распространении видов по биогеографическим провинциям, рассматриваемым сейчас как флористические районы республики (Кравченко и др.,

2000; Кравченко, 2007). Следующее обобщение данных по флоре республики на начало 70-ых годов XX века сделано М. Л. Раменской (Раменская, 1983; Раменская, Андреева, 1982).

В течение последних 30 лет в Карелии проведены обширные флористические исследования во всех районах республики, что позволило значительно расширить знания по составу и состоянию флоры региона (Кравченко, Кузнецов, 2005). По последним данным (Кравченко, 2007), флора Карелии включает 1814 таксонов (видов, микровидов и нотовидов) сосудистых растений, из которых 1026 (56,6 %) – аборигенные, а 788 (43,4 %) – адвентивные. По сравнению с данными М. Л. Раменской (1983), состав флоры увеличился примерно на 700 таксонов, что обусловлено как выявлением многих новых для республики видов, новыми таксономическими обработками некоторых групп, а также включением в анализ многочисленных материалов из гербариев Финляндии и ряда старых редких публикаций. При этом следует отметить, что основной «прирост» флоры произошел за счет адвентивных видов, аборигенная фракция увеличилась значительно меньше, преимущественно благодаря выявлению микровидов и нотовидов ряда родов.

Свыше половины аборигенных видов во флоре Карелии (526; 51,3 %) являются апофитами (Кравченко, 2007, с уточнениями), т. е. в различной степени осваивают местообитания, измененные и созданные в результате человеческой деятельности. Вместе с адвентивными видами они составляют синантропную (антропофильную, гемерофильную) флору региона (Дорогостайская, 1968; Ahti, Hämet-Ahti, 1971; Горчаковский, Пешкова, 1975).

Адвентивная фракция немногим меньше аборигенной, при этом в ее составе преобладают неофиты – виды, сравнительно недавно (предположительно после XVI века) проникшие на данную территорию, на них приходится 86,8 % (684 таксона). 104 вида отнесены к археофитам, которые расселились на территории республики вероятно до XVI века. Это в основном виды сорняков, семена которых попали вместе с культивируемыми растениями, а также около 30 видов, встречающихся преимущественно на вторичных суходольных лугах и в производных биотопах (обочины дорог, пустоши, пустыри, дворовые территории), иногда на берегах водоемов. Среди неофитов по способам заноса преобладают ксенофиты (543 вида; 69 %), непреднамеренно заносимые виды, а по степени натурализации – эфемерофиты (379 таксонов; 48,1 %), неустойчивые, не натурализовавшиеся виды. Только 31 таксон из адвентивной фракции отнесен (Кравченко, 2007) к агриофитам – натурализовавшимся видам, внедряющимся в естественные или близкие к естественным сообщества. Среди них есть как «беглецы из культуры» (эргазиофиты) – *Aquilegia vulgaris*¹, *Amelanchier spicata*, *Rosa rugosa*, *Heracleum sosnowskyi*, *Sambucus racemosa*, *Impatiens grandulifera*, так и самостоятельно расселяющиеся виды (аколютофиты) – *Melandrium dioicum*, *Cardaminopsis arenosa*, *Thlaspi caerulescens*, *Trifolium repens*, *Epilobium adenocaulon*, *Glehoma hederacea*, *Poa annua* и др. Некоторые из этих видов уже можно отнести к числу инвазивных (Кравченко, Кузнецов, 2004).

Таким образом, указанную выше работу (Кравченко, 2007) можно рассматривать как один из примеров современного мониторинга региональной флоры в России, так как в ней достаточно детально анализируется информация по каждому таксону. Для аборигенных видов оценена частота встречаемости отдельно для первичных и вторичных местообитаний, т. е. в том числе выделена группа наиболее активных аборигенных видов-апофитов. По степени активности освоения нарушенных или вторичных местообитаний все апофиты объединены в 3 группы: 135 видов (25,7 % апофитов) отнесены к евапофитам, явно положительно реагирующим на изменение местообитаний, 180 (34,2) – к гемиапофитам, получающим при этом умеренную выгоду, и 211 видов (40,1 %) – к олигоапофитам, получающим слабую или временную выгоду. Для большинства адвентивных видов установлены точные даты (или периоды) первого заноса, частота встречаемости и типы осваиваемых местообитаний в те или иные исторические периоды, скорость расселения в регионе. Для ряда сеgetальных (сорных) видов, по-видимому, полностью исчезнувших в связи с изменением системы землепользования, улучшения очистки семян и т. п., приводятся даты последней регистрации.

Важной составной частью регионального мониторинга биоразнообразия является ведение региональных Красных книг. В Карелии были изданы три Красные книги (1985, 1995, 2007). Реально сравниваемыми являются материалы по сосудистым растениям двух последних, в которых они анали-

¹ Названия таксонов даны по А. В. Кравченко (2007).

зировались и обобщались по сходным критериям. Новые данные по состоянию и распространению нуждающихся в охране видов позволили исключить из Красной книги 2007 года 24 вида сосудистых растений, но при этом включить дополнительно 18 других видов (Кравченко, Кузнецов, 2009).

Основой для мониторинга региональной флоры является анализ состава **конкретных (КФ) и локальных флор (ЛФ)**, активное изучение которых ведется в Карелии последние 20 лет. Исследованы более 40 ЛФ флор в разных районах республики (Гнатюк и др., 1999, 2003, 2004; Гнатюк, Крышень, 2001; Gnatjuk, 2003 и др.). Изучены флоры как федеральных ООПТ: заповедников «Кивач» (Тихомиров, 1988; Кучеров и др., 2006) и «Костомукшский» (Kravchenko, 1998), национальных парков «Водлозерский» (Кравченко, 2001), «Паанаярви» (Кравченко, Кузнецов, 2008) и «Калевальский» (Kravchenko, 2002), так и ряда прочих существующих и планируемых ООПТ разного ранга (Кузнецов, 1993, 1997; Кравченко, Тимофеева, 2002, 2008; Кравченко, Кузнецов, 2003а; Кравченко и др., 2003 и др.). Для большинства этих территорий инвентаризация флоры проведена впервые. Повторные исследования флор этих территорий через ряд лет будут мониторинговыми и позволят получить полноценные данные по их динамике. В ранге локальных флор можно рассматривать также флоры городов (урбанов флор) и других поселений; выявление состава которых в республике активно ведется в течение последних 20 лет (Антипина и др., 1996; Антипина, 2002; Тимофеева и др., 2003; Кравченко и др., 2003 и др.). Фактически, в ряде городов уже ведется мониторинг урбанов флор.

Ниже рассмотрены результаты мониторинга флоры на примере ряда КФ и ЛФ республики. Следует отметить, что получаемые при этом результаты в определенной степени условные, так как границы исследованных в разные периоды территорий не полностью совпадают – детальность на отдельных объектах была различной, исходя из задач и продолжительности исследований. Кроме того, флора любой территории, даже детально изученной на небольшой по площади, всегда остается не до конца выявленной. Это можно подтвердить на примере заповедника «Кивач» площадью всего лишь 10,5 тыс. га, где ботанические исследования проводятся несколько десятилетий, и при этом постоянно выявляются новые виды, как аборигенные, так и адвентивные (Тихомиров, 1988; Кучеров и др., 1997, 1998, 2000, 2006; Кучеров, Сенников, 1999; Кравченко, Сухов, 2006).

Национальный парк «Паанаярви». Среди всех федеральных ООПТ, существующих в республике, о НП «Паанаярви» можно говорить как о первом объекте, где существует возможность провести долговременный мониторинг флоры. Это связано с тем, что территория НП была довольно детально исследована финскими ботаниками, начиная с середины XIX века по 1944 год (Vasari, 1998), а более чем после 40-летнего перерыва изучается нами с 1988 г. вновь (Кравченко, Кузнецов, 2008).

НП «Паанаярви», учрежденный в 1992 году (площадь 104,354 тыс. га), расположен на северо-западе Республики Карелия, его северная граница проходит всего в 10 км южнее Северного полярного круга, а западная – по государственной границе с Финляндией. Основная часть территории парка занята уникальными для Карелии низкорослыми северотаежными ландшафтами с сильно расчлененным рельефом. Отдельные сопки превышают 500 м над у. м. (г. Нуорунен – 577 м, г. Мянтю-тунтури – 537 м и др.), на них выражена вертикальная поясность растительности, имеются обширные участки горных тундр и горно-тундровых редколесий. В НП представлен широкий спектр горных пород (от кислых до ультраосновных и карбонатных), которые часто выходят на поверхность или покрыты маломощными четвертичными отложениями. В центре парка в глубоком тектоническом разломе лежит оз. Паанаярви, его длина около 24 км и глубина до 150 м. Долина и берега озера имеют более мягкий климат по сравнению с окружающей территорией. Весь этот комплекс природных факторов обусловил высокое разнообразие местообитаний и растительного покрова НП.

Район оз. Паанаярви и прилегающие территории давно привлекали внимание финских ботаников и натуралистов; детальный обзор флористических исследований этого района с середины XIX в. до 1944 г. сделан Ю. Васари (Vasari, 1998). Приведенная Ю. Васари (Vasari, 1998) карта показывает, что с разной полнотой обследована почти вся территория НП. В середине XIX в. первые сборы растений сделали F. Nylander, B. Nyberg, F. Silén и др. Обширные флористические исследования в биогеографической провинции Куусамо, к которой относится территория НП, были выполнены Э. Вайнио и обобщены в его докторской диссертации (Wainio, 1878). В первой трети XX века число посетивших территорию исследователей возросло, появилось много публикаций, в которых можно найти различные сведения о растительном покрове района оз. Паанаярви (Vasari, 1998). Наи-

более детальные исследования флоры в границах парка проведены Н. Сёюринки летом 1942 г. в долине р. Оланги; результаты опубликованы позднее (Söyrinki, 1956).

Проводившиеся в течение столетия исследования показали флористическое богатство территории НП, значительную специфику флоры, наличие целого ряда редких видов на или вблизи границ из распространения, а также изолированных местонахождений некоторых видов далеко от основных частей их ареалов. И хотя сводки всех флористических сведений для данного района сделано не было, представление о флоре современной территории НП можно составить при анализе карт распространения видов в Северной Европе (Hultén, 1971).

Новый этап изучения территории начался только в 1988 г. в связи с проектом строительства на оз. Паанаярви гидроаккумулирующей электростанции, и как альтернативы, создания здесь национального парка. Проведенные исследования показали высочайшую природоохранную и рекреационную ценность района оз. Паанаярви (Национальный..., 1991), итогом совместных усилий ученых и общественности России и Финляндии явилось учреждение НП в уникально сжатые сроки (уже в 1992 г.).

После создания НП флористические исследования были продолжены, часть результатов опубликована (Кравченко, 1995, 2003; Кузнецов, 1995; Кузнецов, Кравченко, 2000; Kravchenko et al., 2000; Кравченко, Кузнецов, 2003б и др.). На основе анализа и обобщения извлечений из базы данных Ботанического музея университета г. Хельсинки по флоре Восточной Фенноскандии, а также материалов собственных исследований недавно был составлен список флоры сосудистых растений парка, содержащий 635 видов (включая ното- и микровиды), из которых аборигенными являются 502 (79 %), адвентивными – 133 (21 %) (Кравченко, Кузнецов, 2008, с дополнениями). Это составляет 49 % аборигенной и 17 % адвентивной фракций флоры всей Карелии (Кравченко, 2007).

Флора НП характеризуется богатством видового состава, по сравнению с флорами равнинных смежных территорий она больше примерно в полтора раза, а также специфичностью. Наибольший отпечаток на состав флоры наложил низкогорный характер рельефа, здесь присутствует большая группа арктических и арктоальпийских видов, характерных для тундровой зоны и высокогорий (*Juncus trifidus*, *Salix reticulata*, *Potentilla nivea*, *Phyllodoce caerulea*, *Loiseleuria procumbens* и др.). Эти виды приурочены в основном к наиболее высоким поднятиям (тунтури, варакки), занятыми самыми южными в Восточной Фенноскандии горными тундрами и редколесьями.

В то же время на хорошо прогреваемых южных склонах сопок нередко произрастают еловые разнотравные леса с некоторыми неморальными и бореально-неморальными видами, такими как *Pteridium latiusculum*, *Convallaria majalis*, *Actaea spicata*, *Viola riviniana* и др., находящимися здесь у северных границ ареалов.

Очень большое влияние на разнообразие флоры НП оказал кристаллический фундамент, прежде всего, присутствие карбонатных пород. Наиболее ценными являются доломитовые скалы Рускеакалио на северном берегу оз. Паанаярви, на которых встречаются такие редчайшие в регионе виды, как *Asplenium ruta-muraria*, *Elymus subarcticus*, *Gypsophila fastigiata*, *Draba cinerea*, *D. daurica*, *Potentilla chamissonis*, *Aster sibiricus*, *Hackelia deflexa* и др.

Крайне разнообразны болота НП; здесь хорошо представлены описанные именно отсюда так называемые «висячие» болота, приуроченные к довольно крутым склонам с выклинивающимися жесткими грунтовыми водами. Такие болота отличаются особым флористическим разнообразием, к ним приурочены *Arabis alpina*, *Epilobium alsinifolium*, *E. davuricum*, *Pinguicula alpina*, *Saxifraga hirculus*, *Salix myrsinites* и др.

Благодаря такому разнообразию местообитаний в НП встречается 49 % аборигенных видов, выявленных в Карелии (Кравченко, 2007). Не удивительно, что территория парка имеет важное значение для сохранения региональной флоры – здесь выявлено 72 вида сосудистых растений, внесенных в Красную книгу Республики Карелия (2007), что составляет 36 % от общего числа охраняемых в республике. Шесть видов внесены в Красную книгу РФ (2008): *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Calypso bulbosa*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza traunsteineri* s. l., *Epipogium aphyllum*. Только здесь в республике встречается 22 (11 %) «краснокнижных» вида: *Polystichum lonchitis*, *Salix reticulata*, *Arenaria pseudofrigida*, *Gypsophila fastigiata*, *Arabis alpina*, *Draba daurica*, *Saxifraga aizoides*, *Potentilla nivea*, *P. chamissonis*, *Sibbaldia procumbens*, *Veronica fruticans*, *Aster sibiricus*,

Carex glacialis, *C. parallela*, *C. rupestris*, *Juncus triglumis*, *Luzula spicata* и др., еще 24 вида известны в Карелии, помимо парка, еще всего в 1–3 (5) точках (Кравченко, Кузнецов, 2003б).

Почти вся территория НП (около 90 %) занята девственными экосистемами. Человеческой деятельностью затронуты только несколько пригодных для проживания и земледелия участков по берегам оз. Паанаярви и по р. Оланга. Освоение территории началось еще в 14 веке, в 1940 г. на Паанаярви существовало несколько финских деревень и хуторов, вокруг них находились сельхозугодья (пашни, луга, пастбища), на местах которых до настоящего времени сохранились участки крупно-злаково-разнотравных лугов (Паанаяровский..., 1993). В восточной части парка в долине р. Оланга на протяжении нескольких веков существовали две карельские деревни Вартиолампи и Оланга, которые были ликвидированы в начале 1960-х гг. как неперспективные (Антонова, Потахин, 2003). Именно на этих освоенных человеком участках встречалось большинство адвентивных видов.

Несмотря на достаточно хорошую изученность флоры территории НП финскими ботаниками (Vasari, 1998), наши исследования позволили дополнить состав его флоры, а также уточнить распространение и встречаемость многих видов (Кравченко, Кузнецов, 2008). Выявлено 34 вида, не отмечавшихся ранее на территории парка. Среди них преобладают адвентивные виды (23), вероятно проникшие сюда во время Второй мировой войны (*Coccyganthe flos-cuculi*, *Dianthus deltoides*, *Melandrium dioicum*, *Rumex confertus*, *Hypericum maculatum*, *Heracleum sibiricum*, *Polemonium caeruleum*, *Glechoma hederacea*, *Centaurea jacea*, *Carex praecox*), а некоторые и позднее (*Symphytum officinale*, *S. × uplandicum*) при обустройстве городка проектировщиков гидроаккумулирующей электростанции.

Вновь выявленные 11 аборигенных видов составляют всего 2 % аборигенной фракции флоры НП. Из них только 3 – *Carex omskiana*, *C. lachenalii* и *Schoenus ferrugineus* – относятся к «хорошим», остальные 8 являются критическими (*Lonicera altaica*, *Utricularia stygia*, *Juncus fisherianus*, *Poa balfourii*, *P. lapponica*, *P. tanfiljewii*, *Ribes hispidulus*, *Viola epipsiloides* и др.) и вполне могут быть обнаружены в гербарных сборах прошлых лет, хранящихся в Финляндии. В целом, аборигенная фракция отличается высокой стабильностью, о чем свидетельствуют повторные находки через длительные промежутки времени (40–50 и более лет) большинства редких видов при посещении их известных местонахождений, включая редчайшие виды, произрастающие в парке (или даже в Карелии в целом) в единственном пункте (*Draba cinerea*, *D. hirta*, *Potentilla chamissonis*, *P. nivea*, *Carex rupestris* и др.).

Адвентивная фракция флоры парка включает 133 вида (21 %). В ее составе преобладают сегетальные и сегетально-рудеральные виды (49 и 33). Значительна и доля видов, поселившихся и достаточно долго сохраняющихся на лугах – 51 (*Melandrium album*, *Oberna behen*, *Viola tricolor*, *Alchemilla subcrenata*, *Trifolium pratense*, *Chaerophyllum prescottii*, *Galium album*, *Veronica chamaedrys*, *Cirsium setosum*, *Carex leporina*, *Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens*, *Phleum pratense* и др.). Состав адвентивной флоры характеризуется очень высокой динамичностью. В связи с исчезновением постоянных поселений и посевных площадей из состава флоры парка выпало большинство сегетальных и сегетально-рудеральных видов (более 50). Некоторые из таких видов сохранились на лугах, развалинах строений и обочинах дорог (*Alsine media*, *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, *Barbarea arcuata*, *Cardaminopsis arenosa*, *Erysimum cheiranthoides*, *Galeopsis speciosa*, *Carduus crispus*), при этом наличие части этих видов, видимо, связано с современным заносом. Почти все вновь выявленные в парке адвентивные виды приурочены к лугам (21 из 23), в нарушенных местообитаниях обнаружены только *Symphytum officinale* и *S. × uplandicum*.

Более детально динамические процессы, происходящие во флоре, можно проанализировать на примере локальной флоры (ЛФ) «Оланга», которая включает территорию долины р. Оланга и прилегающей к ней г. Кивакка (498 м н. у. м.), т. е. всю восточную часть НП. Несмотря на то, что здесь были старые карельские деревни Вартиолампи и Оланга и сохранились участки лугов, есть также производные леса, тем не менее, большая часть территории занята естественными экосистемами.

Состав ЛФ хорошо изучен как на начало 1940-х гг. (Söyrinki, 1956), так и в настоящее время (Kravchenko et al., 2000; Кравченко, Кузнецов, 2008). Достаточно корректные данные о динамике ЛФ можно получить в связи с тем, что Н. Сёюринки (Söyrinki, 1956) были указаны частота встречаемости каждого вида и точные местонахождения всех более-менее редких видов, что позволяет проводить мониторинг.

Всего в ЛФ «Оланга» выявлено 467 таксонов, в т. ч. 340 (73 %) аборигенных и 127 (27 %) адвентивных. Это составляет 74 % флоры парка, при этом ее аборигенная фракция представлена здесь на 68 %, а адвентивная почти полностью (95 %). По состоянию на 1944 г. здесь было зафиксировано 432 таксона (Söytrinki, 1956), в т. ч. 332 (77 %) аборигенных и 100 (23 %) адвентивных, а в настоящее время – 356, в т. ч. 284 (80 %) аборигенных и 72 (20 %) адвентивных. Сходство флор двух временных срезов невелико – $KJ=0,67$. Не найдено 115 таксонов: 59 аборигенных (51 %) и 56 (49 %) адвентивных, вновь обнаружено 35 таксонов: 8 (23 %) аборигенных и 27 (77 %) адвентивных. В связи с тем, что антропогенное влияние на рассматриваемую территорию между двумя этапами изучения флоры было минимально, исключая только конец Второй мировой войны, когда в деревнях базировались советские войска, предположить исчезновение аборигенных видов или их занос нет оснований. Совершенно очевидно, что аборигенные виды в обоих случаях были пропущены ввиду того, что практически все они являются редкими в данном районе или известны вообще из единственного пункта каждый.

Корректное сравнение можно провести только для адвентивных фракций. Сходство этих фракций низкое – $KJ=0,45$, т. е. значительно ниже, чем для флор в целом. Это связано с высоким динамизмом фракции, в составе которой в регионе преобладают неспособные к натурализации виды (Кравченко, 2007). Если сравнивать исчезнувшие и появившиеся заносные виды в двух временных срезах, то выявляются четкие отличия в преобладании групп видов по степени натурализации. Среди 56 исчезнувших адвентивных видов, что составляет почти половину от общего числа повторно не зафиксированных таксонов, преобладают эфемерофиты, т. е. виды, не способные закрепиться во флоре, и связанные с постоянным заносом диаспор – в основном это сеgetальные (*Apera spica-venti*, *Avena fatua*, *Bromus arvensis*, *Lolium multiflorum*, *Agrostemma githago*, *Spergula sativa*, *Camelina sativa*, *Raphanus raphanistrum* и т. п.) и сеgetально-рудеральные (*Urtica urens*, *Thlaspi arvense*) сорняки.

Появление 27 вновь обнаруженных адвентивных видов связано, вероятно, исключительно с периодом Второй мировой войны, т. е. все они относятся к полемохорам – видам, занесенным во время военных действий (Mannerkorpi, 1944). Это полностью согласуется с мнением финских исследователей, изучавших гемерофильную флору смежной территории Финляндии (Ahti, Hämet-Ahti, 1971), которые из 440 гемерофильных видов по способам заноса 140 (32 %) отнесли к полемохорам. Из вновь зарегистрированных видов 11 относятся к роду *Alchemilla*. Представители рода склонны к дальнему заносу, они активно заносились на территорию Восточной Фенноскандии во время Второй мировой войны с фуражом для лошадей из более восточных и южных регионов СССР, что зафиксировано в Финляндии (Heikkinen, 1969; Ahti, Hämet-Ahti, 1971).

Среди появившихся видов абсолютно преобладают колонофиты, т. е. виды, проявившие способность к натурализации и прошедшие ее первые этапы (*Carex praecox*, *Melandrium dioicum*, *Polemonium caeruleum*, *Rumex confertus*, *Hypericum maculatum*, *Centaurea jacea* и др.). Все они относятся к травянистым многолетникам, произрастающим на лугах. Скорее всего, советскими войсками были занесены и другие виды (эфемерофиты, в т. ч. однолетники), но в связи с отсутствием здесь ботанических наблюдений на протяжении нескольких десятилетий, они выпали из флоры, не будучи зафиксированными.

Проведенный анализ показал, что на слабо трансформированных и не испытывающих в настоящее время сильного антропогенного воздействия территориях, аборигенная фракция флоры характеризуется постоянством, адвентивная фракция, напротив, отличается высокой динамичностью в связи с изменением характера природопользования. Все недавно выявленные заносные виды появились на территории НП до его создания; ни один случай явного заноса новых видов после этого зафиксирован не был, несмотря на рекреационное освоение территории. Очевидно, что мониторинг флоры в НП «Паанаярви» следует продолжать.

Локальная флора бывшего финского заповедника «Хиисъярви». На границе современных Пряжинского и Суоярвского районов Карелии, где до 1940 г. проходила государственная граница между СССР и Финляндией, был организован финский заповедник (luonnon puisto) «Хиисъярви» площадью всего 350 га, состоявший из двух участков – к югу и северу от оз. Хиисъярви – непосредственно прилегающих к государственной границе. Он был создан для сохранения уникальных экосистем с высоким разнообразием флоры сосудистых растений и мхов, обусловленным наличием на этой террито-

рии выходов карбонатных пород. Флора и растительность парка и его окрестностей были хорошо изучены (Linkola, 1916; Pesola, 1928, 1955; Brandt, 1933; Pankakoski, 1939; Tuomikoski, 1935).

Флора сосудистых растений заповедника и его окрестностей на конец 30-х годов по данным финских авторов включала 372 вида. При этом детально была изучена флора южного участка, прилегающего к оз. Латвалампи, в ее составе было обнаружено 263 вида (с учетом современной трактовки объема некоторых видов – 266), из них 49 адвентивных, включая археофиты (Pankakoski, 1939). Данные же по флоре северного участка вдоль ручья Калаоя единичны, поэтому далее анализируются данные только по южной части заповедника.

Нами флора этой территории исследовалась во время нескольких краткосрочных маршрутов, начиная с 1991 года. Более детальные исследования динамики флоры и растительности в границах южной части бывшего заповедника и ее окрестностей проведены студентами университета Хельсинки в 1998–2000 гг. (Ala-Risku, 2002). Анализ полученных материалов свидетельствует о высокой сохранности флоры бывшего заповедника, несмотря на то, что леса на его территории пройдены сплошными рубками (в основном сразу после Второй мировой войны), при этом евтрофные болота сохранились в естественном состоянии. Почти все виды, указываемые для заповедника (266), обнаружены нами в настоящее время. Не выявлены всего 19 видов, среди них 7 водных и прибрежно-водных, местообитания которых нами не обследовались, а также ряд очень редких и легко пропускаемых при маршрутных исследованиях видов (*Calypso bulbosa*, *Carex norvegica*, *C. serotina*, *Epipogium aphyllum*, *Hammarbya paludosa*, *Poa remota*, *Viola rupestris*) и несколько видов рода *Alchemilla*. Среди вновь выявленных видов для этой территории следует отметить *Carex brunnescens*, *Viola palustris*, *Galium uliginosum*.

Точные границы территории ЛФ «Хиисъярви», площадью около 45 км², флора которой включает 372 вида (с учетом современной таксономии некоторых видов – 375) и анализируется А. Панкакоски (Pankakoski, 1939), установить невозможно, поэтому ряд редких видов, указываемых для нее по литературным данным (Linkola, 1916; Pesola, 1928), не имеют точных привязок, и, вероятно, они были встречены за пределами обследованной нами территории.

В границы рассматриваемой нами ЛФ «Хиисъярви» включается территория по обоим берегам озера Хиисъярви шириной до 2 км на северном берегу и до 4 км на южном. Здесь расположены бывшие финские хутора Леппяля, Хурри и Хонкала, флора которых хорошо изучена (Linkola, 1916; Знаменский и др., 2008), а также построенный после Второй мировой войны и ликвидированный уже в середине 80-х годов поселок лесозаготовителей Новая Лоймола. Здесь проходит грунтовая дорога на ст. Лоймолу, отходящая от шоссе на г. Питкяранту, а также лесовозная дорога по южному берегу озера, которые ремонтировались в последние годы. По их обочинам и произошло проникновение на эту территорию некоторых заносных видов.

В целом в ЛФ «Хиисъярви» выявлено 420 видов, с учетом данных А. Панкакоски (Pankakoski, 1939) и дополнительно обнаруженных нами и финскими студентами (Ala-Risku, 2002) 45 видов в последние 15 лет. Среди вновь выявленных видов всего несколько аборигенных или вероятных археофитов (*Campanula persicifolia*, *Carex muricata*, *C. scandinavica*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza incarnata*, *Melampyrum nemorosum*, *Plantago lanceolata*, *Polygala vulgaris*, *Ligularia sibirica*, *Stellaria holostea*, *Viscaria vulgaris*, *Gnaphalium uliginosum*). Часть из них была пропущена финскими исследователями, а некоторые виды расселились на эту территорию видимо в послевоенное время и встречаются на вторичных местообитаниях (луга, обочины дорог). Преобладают среди новых находок заносные виды, приуроченные как к луговым участкам (*Thlaspi caerulescens*, *Briza media*, *Centaurea jacea*, *Cirsium setosum*, *Glehoma hederacea*, *Plantago media*, *Alchemilla heptagona*, *Potentilla goldbachii*, *Hylothelephium triphyllum*), так и к обочинам дорог и развалинам строений в бывших поселениях (*Melandrium dioicum*, *Carex hirta*, *Juncus conglomeratus*, *J. tenuis*, *Spergularia rubra*, *Carduus crispus*, *Epilobium adenocaulon*, *Tanacetum vulgare*). Несколько видов являются одичавшими из культуры и сохранились на местах бывших поселений (*Aquilegia vulgaris*, *Ajuga reptans*, *Dianthus barbatus*, *Fragaria magna*, *Lupinus polyphyllus*).

Нами в составе ЛФ повторно не выявлено 60 видов, приводившихся для данной территории (Pankakoski, 1939). Среди них 34 аборигенных вида, которые приурочены к различным местообитаниям: 16 – к водоемам и берегам, 6 – к лесам, 5 – к болотам, 4 – к лугам и 3 – к скалам. В связи с кратко-

срочностью исследований и неполным покрытием маршрутами территории, предполагать исчезновение большинства этих видов нет оснований, так как многие из них являются широко распространенными и устойчивыми к антропогенному воздействию. Водоемы, их берега и болота, к которым приурочено большинство не встреченных видов, сохранились здесь в естественном состоянии. Среди не выявленных лесных и скальных видов некоторые являются крайне редкими с малочисленными популяциями (*Calypso bulbosa*, *Carex norvegica*, *Epipogium aphyllum*, *Poa remota*) и легко пропускаются при маршрутных работах, однако вероятность их сохранения во флоре территории достаточно велика. Из адвентивной фракции флоры не встречены повторно 26 видов, среди них 20 – это сорные и сорно-рудеральные виды, произраставшие ранее на хуторе Леппяля (Linkola, 1916) и других освоенных участках (*Agrostemma githago*, *Apera spica-venti*, *Barbarea arcuata*, *Bunias orientalis*, *Cyanus segetum* (*Centaurea cyanus*), *Galeopsis bifida*, *Spergula arvensis* s. l., *Alsine media* и др.). Они выпали из состава флоры в связи с прекращением ведения сельского хозяйства на этой территории. Сейчас также не обнаружено несколько видов-археофитов, ранее встречавшихся на лугах (*Carum carvi*, *Alchemilla* (4 вида). В целом, состав аборигенной фракции флоры в пределах ЛФ «Хиисъярви» можно считать стабильным, адвентивная же фракция претерпела значительные изменения.

ЛФ окрестностей деревни Сельги (Медвежьегорский район) была исследована в 1942 году финскими ботаниками, эти результаты были опубликованы только недавно (Piirainen, 1994). В 1996 году флора этой территории изучена повторно (Кравченко и др., 1999, 2004). Всего в составе ЛФ зарегистрирован 421 вид сосудистых растений, при этом в 1942 г. – 344 вида, а в 1996 г. – 386, общими для обоих сравниваемых временных срезов являются 308 ($K_j=0,73$). Из отмеченных в 1942 г. видов повторно в 1996 г. не обнаружены 35, при этом 79 видов в 1996 г. на изучаемой территории выявлены впервые (Кравченко и др., 1999, 2004).

В связи с тем, что были опубликованы точечные карты распространения видов (Piirainen, 1994), существует возможность оценить изменение частоты встречаемости их подавляющего большинства. Выполненный анализ двух временных срезов ЛФ по встречаемости видов показал, что общее в обоих временных срезах количество видов, изменивших встречаемость, – 207, причем у 138-и из них встречаемость изменилась в сторону увеличения, у 69 – уменьшилась (в том числе 35 видов в 1996 г. не были обнаружены). Наибольшее изменение встречаемости, как по количеству видов, так и по диапозону изменений, отмечено в группе антропофоров. Всего таких видов 104: из них 67 увеличили встречаемость, 37 – уменьшили, в т. ч. 46 отмечены впервые, 23 – не обнаружены повторно.

Кроме того, была определена степень гемерофильности/гемерофобности по К. Linkola (1916) для каждого вида (Piirainen, 1994). Анализ двух временных срезов ЛФ по гемерофильности видов показал, что распределение видов во флорах 1942 и 1996 гг. примерно совпадает: по 6 % приходится на гемерофобы, по 70 % на апофиты и антропофоры; около четверти всех видов являются индифферентными (гемирадиофоры).

Группа гемерофобных видов (среди которых значительную часть составляют лесные) отличается стабильностью в плане многолетней динамики флоры (причем сходство лесных видов максимально из всех выделенных ценологических групп – 0,89). Некоторые виды изменили частоту встречаемости, как в сторону увеличения, так и уменьшения. Только несколько типичных лесных видов-сциофитов (*Epipogium aphyllum*, *Actaea erythrocarpa*, *Viola riviniana*, *Stachys sylvatica*) не обнаружены повторно. Явно снизил встречаемость такой повсеместно охраняемый вид, как *Cypripedium calceolus*. Часть видов успела заселить вторичные леса.

В целом можно отметить, что аборигенный компонент в аспекте многолетней динамики бореальных флор показал большую консервативность состава, несмотря на существенное антропогенное влияние на экосистемы таежной зоны. Вырубка лесов и лесосушительная мелиорация болот в послевоенные годы привели к локальному исчезновению или заметному снижению встречаемости только наиболее гемерофобных видов (среди которых преобладают орхидеи и таежное крупнотравье).

Адвентивная фракция флор, наоборот, отличается высокой лабильностью. Значительная часть видов этой группы исчезла, в то же время за истекшие 50 лет во флору внедрилось большое количество новых видов.

Наряду с повторным обследованием крупных по размеру территорий – регионов, конкретных/локальных флор, ценную информацию о состоянии того или иного вида в регионе можно полу-

чить при повторном обследовании отдельных ранее известных **локалитетов** (местонахождений) видов с точно указанными местами их сбора. Обследование известных местонахождений редких видов является одним из основных принципов, рекомендуемых МСОП для оценки необходимости внесения вида в Красные книги, в том числе, региональные (Заварзин, Мучник, 2005).

Реализация данного подхода сопряжена с рядом трудностей, основной из которых является отсутствие на этикетках многих старых гербарных образцов точного указания точки сбора. Часто указан только крупный географический объект (город, озеро, залив и т. п.), а нередко, особенно на образцах, собранных в середине XIX в. - крупный участок региона, например, «Karelia ladogensis», или даже просто «Karelia Rossica». Так, в Петрозаводске (? или в его окрестностях) в последней трети XIX века несколько раз собирались такие редкие в регионе виды, как *Botrychium anthemoides* и *Gymnocarpium robertianum*. Где именно были сделаны сборы, не указано, впоследствии виды обнаружены не были, что является формальным основанием относить их к числу исчезнувших из флоры города.

Однако во многих случаях точно известны места сбора того или иного вида. Особый интерес представляют пункты, в которых были обнаружены несколько особо редких в регионе или охраняемых в настоящее время видов – **места концентрации редких видов** («botanical hotspots» в англоязычной литературе). В Карелии наиболее ценными территориями для осуществления мониторинга флоры в местах концентрации редких видов являются северное Приладожье и крайний северо-запад республики (р-н оз. Паанаярви). Эти части Карелии являются наиболее хорошо изученными (о чем уже говорилось), а результаты исследований (помимо гербарных образцов) хорошо отражены в литературе. Данные о мониторинге ЛФ «Паанаярви» приведены выше, а динамика флоры ряда локалитетов в северном Приладожье анализируется ниже.

Северное Приладожье, входившие до революции 1917 г. в состав Великого княжества Финляндского, достаточно хорошо и полно обследовано, начиная с середины XIX века, финскими ботаниками, студентами Куркийокского сельскохозяйственного и, особенно, Сортавальского учительского, колледжей, а также школьниками и просто любителями (обзор см: Heikkilä et al, 1999b). Приладожье отличается наибольшим в Карелии флористическим богатством (Кравченко, Кузнецов, 2001; Гнатюк и др., 2003а, б и др.), присутствием значительного числа как арктоальпийских, так и неморальных видов на границах ареалов (Linkola, 1921; Hultén, 1971; Раменская, 1983 и др.). Кроме того, территория давно освоена человеком и сильно трансформирована, что предопределило высокое участие адвентивных видов в составе флоры.

Ниже приводится краткая характеристика встречаемости видов в 13 повторно обследованных нами в 1993 и в 1998 гг. (в ходе совместной экспедиции с финскими ботаниками) локалитетов (табл. 1). Основное внимание было уделено местам находок именно редких видов с середины XIX до середины XX вв. После Второй мировой войны в Приладожье существенно изменился характер природопользования: произошла смена хуторской системы расселения на создание крупных поселков, забрасывание мелкоконтурных сельхозугодий, прекращение сплошных рубок леса и т. п.

Анализируются следующие локалитеты:

1. О. Хейнясенмаа. Небольшой остров в западной части Ладожского озера к юго-западу от Валаамского архипелага.
2. О. Пуутсаари. Довольно крупный остров в западной части Ладожского озера к востоку от г. Лахденпохья.
3. О. Котилуото. Небольшой остров в Ладожском озере во внешней части шхер.
4. Г. Рауску. Небольшой скальный купол у юго-западных границ г. Сортавала.
5. П-ов Паксуниemi. Небольшой полуостров в северной части зал. Кирьявалахти Ладожского озера.
6. Зал. Вааралахти. Небольшой залив в западной части более крупного зал. Кирьявалахти.
7. О. Маятсаари. Небольшой остров в северной части Ладожского озера к юго-востоку от д. Импилахти.
8. Г. Пулливуори. Одна из наиболее высоких в Приладожье «гор» с почти отвесным склоном юго-западной экспозиции в северной части Ладожского озера к югу от д. Импилахти.
9. Г. Раукианмяки. Самая высокая в Приладожье «гора» с почти отвесным склоном западной экспозиции к юго-востоку от д. Импилахти.

10–11. Г. Пеканмяки и г. Мяллку. Невысокие «горы» по южному берегу о. Мякисало с обрывистыми склонами южной экспозиции в северной части Ладожского озера к югу от п. Ляскеля.

12. Г. Хауккариутта. Почти отвесные скалы в западной части о. Хавус в северо-западной части Ладожского озера к югу от г. Сортавала.

13. О. Тёюсенсаари. Небольшой сравнительно удаленный от материка остров к северо-востоку от Валаамского архипелага.

Все локалитеты характеризуются наличием обширных обнажений коренных пород разного состава – от кислых гранитов и гнейсов до карбонатов. Более подробная информация о каждом локалитете опубликована ранее (Кравченко, Крышень, 1995; Uotila, Heikkilä, 1999; Heikkilä et al., 1999a).

Всего проанализированы данные о 60 внесенных в разные Красные книги (Красная., 1995; 2007; Red., 1998) видах, отличающихся характером распространения в регионе, экологической приуроченностью, уязвимостью к воздействию антропогенных факторов и т. п. (табл. 1). 53 из них были известны в данных локалитетах ранее, 7 видов выявлены впервые. Для каждого вида на основании числа известных местообитаний и количества собранных в них ранее гербарных образцов дана оценка «динамики» каждого вида: ≈ – вид не изменил встречаемости; или, скорее всего, не изменил встречаемости; ↑ – вид увеличил встречаемость; ↓ – вид уменьшил встречаемость, ? – имеющихся данных недостаточно для оценки изменений встречаемости (вид собирался в единственном пункте, или известен по единственному или немногим образцам). Безусловно, излагаемые ниже результаты нельзя интерпретировать как безоговорочные, так как почти все обследованные нами пункты ранее посещались многими ботаниками, студентами, любителями на протяжении нескольких десятилетий, в разные вегетационные периоды, т. е. имеют продолжительный и достаточно репрезентативный ряд наблюдений. Нами же почти все локалитеты посещались однократно и обследовались непродолжительное время (кроме п-ва Паксуниеми, посещенного трижды). При интерпретации приведенных ниже результатов следует также учитывать, что ряд видов формируют репродуктивные побеги не ежегодно, ведя в отдельные годы только подземный образ жизни (например, *Epipogium aphyllum*, *Hypopitys monotropa*).

Таблица 1

Присутствие редких и охраняемых видов сосудистых растений в локалитетах северного Приладожья

Вид/локалитет	1 ¹	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	I	II	III
<i>Agrimonia eupatoria</i>					+05		+0							2	5	↓
<i>Agrimonia pilosa</i>							+0							1	12	↓
<i>Agrostemma githago</i>						+0	+0							2	3	↓
<i>Alchemilla plicata</i>						+0								1	8	↓
<i>Allium strictum</i>				++							++	++		3	> 50	≈
<i>Androsace septentrionalis</i>											+0			1	15	↓
<i>Asplenium ruta-muraria</i>					+0	+0								2	4	↓
<i>Asplenium septentrionale</i>		0+			+0	++	++	++	+0	++	++			8	6	≈
<i>Asplenium viride</i>						++	+0				+0			3	10	↓
<i>Botrychium anthemoides</i>							+0	+0						2	22	↓
<i>Botrychium boreale</i>													+0	1	1	?
<i>Botrychium lanceolatum</i>			+0										+0	2	2	↓
<i>Botrychium matricariifolium</i>			+0										+0	2	2	↓
<i>Botrychium multifidum</i>					+0			+0						2	1	↓
<i>Brachypodium pinnatum</i>							0+							1	–	?
<i>Campanula latifolia</i>						++	++							2	3	≈
<i>Carex bohemica</i>		++			++	++	0+			+0	++			6	20	≈
<i>Carex contigua</i>		0+												1	–	?
<i>Carex norvegica</i>			+0											1	16	↓
<i>Carex muricata</i>	0+				+0		++				++	+0		5	6	≈
<i>Carex scandinavica</i>						+0								1	1	?
<i>Carlina fennica</i>						+0	+0							2	5	↓
<i>Cotoneaster antoninae</i>				+0	++	+0	0+	++	++		++	++		8	> 50	≈
<i>Cypripedium calceolus</i>						++	+0	++						3	16	≈

Продолжение табл. 1

Вид/локалитет	11	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	I	II	III
<i>Cystopteris dickieana</i>	0+				+0		+0							3	4	↓
<i>Dianthus arenarius</i>											++	++		2	> 50	≈
<i>Draba cinerea</i>											++			1	30	≈
<i>Draba nemorosa</i>	++				++						++	++		4	9	≈
<i>Epipogium aphyllum</i>								+0						1	1	?
<i>Eupatorium cannabinum</i>						++	0+							2	38	≈
<i>Festuca arenaria</i>	++													1	1	≈
<i>Galium trifidum</i>			+0		0+		0+			0+				4	1	↑
<i>Gentianella amarella</i>					+0	+0	+0							3	4	↓
<i>Gentianella lingulata</i>						+0								1	3	?
<i>Geranium bohemicum</i>						+0								1	1	?
<i>Geranium robertianum</i>		0+					0+			0+	++		0+	5	1	↑
<i>Hackelia deflexa</i>					+0				++		++	++		4	35	≈
<i>Hierochloë hirta</i>			0+			+0			0+	+0				4	2	≈
<i>Humulus lupulus</i>					+0									1	9	↓
<i>Hypericum perforatum</i>	0+				+0				++		++	0+		5	6	≈
<i>Hypopitys monstrosa</i>								0+						1	–	?
<i>Malaxis monophyllos</i>						+0								1	1	?
<i>Minuartia verna</i>										++				1	> 50	≈
<i>Myosoton aquaticum</i>					0+			0+					0+	3	–	↑
<i>Neottia nidus-avis</i>		0+				+0	+0	++	+0					5	15	↓
<i>Ophioglossum vulgatum</i>						+0								1	1	↓
<i>Origanum vulgare</i>		+0			++		++			+0				4	17	↓
<i>Poa lapponica</i>				0+										1	–	?
<i>Polygala comosa</i>	0+													1	–	?
<i>Potentilla conferta</i>											++	+0		2	19	≈
<i>Rumex maritimus</i>										0+				1	–	?
<i>Saxifraga adscendens</i>						+0	++							2	11	≈
<i>Saxifraga cespitosa</i>	++			++										2	31	≈
<i>Saxifraga nivalis</i>	++		0+					++	++	++	0+	+0		7	35	≈
<i>Scirpus radicans</i>										++				1	1	≈
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>							+0							1	1	?
<i>Ulmus glabra</i>											++			1	16	≈
<i>Viola persicifolia</i>	++	+0				+0	0+		+0			+0		6	16	↓
<i>Viscaria alpina</i>		0+			+0				+0					3	2	↓
<i>Woodsia alpina</i>				+0		+0	+0				+0			4	7	↓
													Всего	152	>668	

Примечание. I – число локалитетов, в которых известен вид; II – суммарное количество образцов (в нескольких случаях также указаний в литературных источниках), собранных во всех известных для данного вида локалитетах; III – тенденции встречаемости вида: ≈ – изменения встречаемости не прослеживаются; ↓ – очевидное или вероятное снижение; ↑ – очевидное или вероятное увеличение; ? – данных для выяснения динамики недостаточно; 5 – ++, +0, 0+ – символы в ячейке обозначают присутствие (+) или отсутствие (0) вида в локалитете: первый – до 1944 г., второй – в настоящее время

Повторно обнаружены 30 видов (более половины от встречавшихся ранее), в т. ч. 22 из них (73 % от обнаруженных повторно) не показали существенных отличий встречаемости (найжены в половине или более известных ранее пунктов). Из 26 скальных видов повторно найдены 18, из 15 лесных – 8, из 5 водных и прибрежно-водных – 4.

В числе обнаруженных повторно видов оказались некоторые очень редкие в Карелии. Наиболее редким является гипоарктический циркумполярный вид *Minuartia verna*, для которого скалы Раукианмяки являются единственным пунктом произрастания в республике, удаленным, к тому же, более чем на 600 км от ближайшего известного местонахождения (север Архангельской обл., см.: Ребристая, 1971), и который считался исчезнувшим в республике в связи отсутствием наблюдений на протяжении более чем 50 лет (Красная., 1995). Не менее редки еще два вида, известные в Карелии еще только из одного пункта каждый – *Draba cinerea* (встречается на скалах Рускеакалио в НП «Паанаярви») и *Potentilla conferta* (встречается на о. Суйсарь в Онежском оз.).

В данных локалитетах дополнительно выявлены 7 видов: скальный *Poa lapponica* (недавно предложен видовой статус), лесные *Brachypodium pinnatum* и *Hypopitys monotropa*, прибрежно-водные *Myosoton aquaticum* и *Rumex maritimus* (все 4 вида были известны в Приладожье в других локалитетах), виды нарушенных сухих лугов на скалах *Carex contigua* (ранее известен только с о. Валаам) и *Polygala comosa* (первая находка в Карелии).

Для двух видов – прибрежно-водного *Galium trifidum* и *Myosoton aquaticum* и лесного *Geranium robertianum*, выявлено увеличение встречаемости; *Myosoton aquaticum* вообще в рассматриваемых пунктах не фиксировался, *Galium trifidum* обнаружен в 3, *Geranium robertianum* – в 4 новых пунктах.

Наибольшую динамичность проявила группа видов, приуроченных к лугам и другим вторичным или испытывающим антропогенное влияние биотопам: не был обнаружен ни один из 10 (!) видов этой группы. Это почти все виды-апофиты, характерные для местообитаний с умеренным антропогенным воздействием: виды лугов и пастбищ *Agrimonia* spp., *Alchemilla plicata*, *Botrychium multifidum*, *Carlina fennica*, *Gentianella* spp. и др., вид подсек и гарей *Geranium bohemicum*.

1.2. МОНИТОРИНГ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Болотные экосистемы различных типов, включая лесные болота, занимают около 30 % территории Карелии. Они в регионе детально и комплексно изучены, включая их флору и растительность (Елина, Кузнецов, 2006). Флора болот республики включает 300 видов сосудистых растений, 133 вида мхов, среди которых большая группа охраняемых (Кузнецов, 2006, 2008). Растительность болот Карелии, согласно тополого-экологической классификации, включает 57 ассоциаций, относящихся к 4 классам и двум типам (Кузнецов, 2006).

Флора и растительность болот Карелии детально изучена на многих конкретных территориях, при этом флора болот, как типа местообитаний, является парциальной в составе этих локальных флор. Наибольший интерес с позиций мониторинга флоры болот представляют территории, изученные повторно со значительными временными интервалами. Таковыми являются окрестности деревни Колатсельга и села Эссойла в Пряжинском районе, первоначально детально изученные финскими ботаниками в 1942 году (Louhamaa, 1961, 1963), а затем нами в начале 21 века.

Окрестности деревни Колатсельга (Пряжинский район). Здесь в 1942 году было исследовано 38 маленьких болот (площадью от 1–3 до 40 га), большинство которых являются евтрофными травяно-гипновыми и имеют богатую и специфическую флору, что обусловлено залеганием здесь доломитов. По данным К. Луонама (Louhamaa, 1961), с учетом некоторых гербарных сборов других авторов с этой территории, хранящихся в Гербарии Ботанического музея Хельсинкского университета (Н), на болотах в окрестностях Колатсельги в то время был выявлен 151 вид сосудистых растений (табл. 2).

Большинство этих болот сохранилось в естественном состоянии, и они были исследованы нами в последние годы (через 60–66 лет после К. Луонама). Их растительный покров, судя по описаниям К. Луонама и нашим наблюдениям, не претерпел значительных изменений, только на отдельных болотах несколько возросло облесение. В результате наших детальных исследований более 20 сохранившихся болот в составе их флоры выявлено 175 видов сосудистых растений (58 % флоры болот всей Карелии), среди них 7 видов, занесенных в Красную книгу Республики Карелия (2007): *Carex bergrothii*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Epipactis palustris*, *Malaxis monophyllos*, *Myrica gale* и *Rhynchospora fusca*, четыре из которых являются охраняемыми и на всей территории России (Красная..., 2008). Из видов, указываемых К. Луонама для болот этой территории, не обнаружены только два: *Pinguicula vulgaris* и *Triglochin palustre*.

На исследованных нами болотах дополнительно выявлено 26 видов, не отмеченных К. Луонама, среди которых *Rhynchospora fusca*, внесенная в Красные книги РФ и РК и находящаяся здесь у восточной границы ареала, а также довольно редкие в этом районе *Carex omskiana*, *C. scandinavica*, *Lycopus europaeus* (табл. 2). При этом среди вновь выявленных преобладают виды, характерные для облесенных окраев болот (корб), которые К. Луонама подробно не изучал. Это свидетельствует о высокой стабильности флоры естественных болот на протяжении десятилетий при отсутствии их трансформации.

Таблица 2

Динамика флоры болот окрестностей д. Колатсельга и пос. Эссойла (Пряжинский район)
по результатам исследований 1942 года (Lounamaa, 1961, 1963) и нашим данным 2001–2008 годов

Виды растений	Колатсельга		Эссойла	
	Lounamaa (1961) и др.	Наши данные	Lounamaa, 1963	Наши данные
<i>Agrostis canina</i>	+	+	+	+
<i>Alnus glutinosa</i>	+	+	+	+
<i>A. incana</i>	+	+	+	+
<i>Andromeda polifolia</i>	+	+	+	+
<i>Angelica sylvestris</i>	+	+	+	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0	0	+	+
<i>Athyrium filix-femina</i>	0	0	+	+
<i>Betula nana</i>	+	+	+	+
<i>B. pendula</i>	+	+	0	0
<i>B. pubescens</i>	+	+	+	+
<i>Bistorta major</i>	+	+	0	0
<i>Calamagrostis canescens</i>	0	+	+	+
<i>C. epigeios</i>	+	+	0	0
<i>C. neglecta</i>	+	+	+	+
<i>C. phragmitoides</i>	+	+	+	+
<i>Calla palustris</i>	0	+	+	+
<i>Calluna vulgaris</i>	+	+	+	+
<i>Caltha palustris</i>	+	+	+	+
<i>Cardamine pratensis</i>	0	0	+	+
<i>Carex acuta</i>	0	+	0	0
<i>C. appropinquata</i>	+	+	0	0
<i>C. bergrothii</i>	+	+	0	0
<i>C. buxbaumii</i>	+	+	0	0
<i>C. canescens</i>	+	+	+	+
<i>C. capillaris</i>	+	+	0	0
<i>C. capitata</i>	+	+	0	0
<i>C. cespitosa</i>	+	+	+	+
<i>C. chordorrhiza</i>	+	+	+	+
<i>C. diandra</i>	+	+	+	+
<i>C. dioica</i>	+	+	+	0
<i>C. echinata</i>	+	+	+	+
<i>C. flava</i>	+	+	0	0
<i>C. globularis</i>	+	+	+	+
<i>C. heleonastes</i>	+	+	0	0
<i>C. juncella</i>	+	+	0	0
<i>C. lasiocarpa</i>	+	+	+	+
<i>C. limosa</i>	+	+	+	+
<i>C. livida</i>	+	+	0	0
<i>C. nigra</i>	+	+	+	+
<i>C. omskiana</i>	0	+	+	+
<i>C. pallescens</i>	0	0	+	+
<i>C. panicea</i>	+	+	+	+
<i>C. pauciflora</i>	+	+	+	+
<i>C. paupercula</i>	+	+	+	+
<i>C. rhynchophysa</i>	0	+	0	0
<i>C. rostrata</i>	+	+	+	+
<i>C. scandinavica</i>	0	+	0	0
<i>C. serotina</i>	+	+	0	0
<i>C. vaginata</i>	+	+	+	+
<i>C. vesicaria</i>	0	+	+	+
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	+	+	+	+
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	+	+	+	+
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	0	0	0	+
<i>Cicuta virosa</i>	+	+	+	+
<i>Cirsium heterophyllum</i>	+	+	+	+

Продолжение табл. 2

Виды растений	Колатсельга		Эссойла	
	Lounamaa (1961) и др.	Наши данные	Lounamaa, 1963	Наши данные
<i>C. palustre</i>	+	+	+	+
<i>Coccygante flos-cuculi</i>	0	0	+	+
<i>Comarum palustre</i>	+	+	+	+
<i>Convallaria majalis</i>	+	+	0	0
<i>Corallorhiza trifida</i>	+	+	0	0
<i>Crepis paludosa</i>	+	+	+	+
<i>Cypripedium calceolus</i>	+	+	0	0
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	0	+	0	0
<i>D. incarnata</i>	+	+	+	0
<i>D. maculata</i>	+	+	+	+
<i>D. traunsteineri</i>	+	+	+	+
<i>Daphne mezereum</i>	+	+	0	0
<i>Deschampsia cespitosa</i>	+	+	+	+
<i>Digraphis arundinacea</i>	+	+	0	0
<i>Drosera anglica</i>	+	+	0	+
<i>D. rotundifolia</i>	+	+	+	+
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+	+	+	+
<i>D. cristata</i>	+	+	+	0
<i>D. expansa</i>	0	+	0	+
<i>Eleocharis palustris</i>	0	+	0	0
<i>E. quinqueflora</i>	+	+	0	0
<i>Elymus caninus</i>	+	+	0	0
<i>Empetrum nigrum</i>	+	+	+	+
<i>Epilobium palustre</i>	+	+	+	+
<i>Epipactis helleborine</i>	+	+	0	0
<i>E. palustris</i>	+	+	0	0
<i>Equisetum fluviatile</i>	+	+	+	+
<i>E. hiemale</i>	+	+	0	0
<i>E. palustre</i>	+	+	+	+
<i>E. pratense</i>	0	+	0	+
<i>E. sylvaticum</i>	+	+	+	+
<i>Eriophorum gracile</i>	+	+	+	0
<i>E. latifolium</i>	+	+	+	0
<i>E. angustifolium</i>	+	+	+	+
<i>E. vaginatum</i>	+	+	+	+
<i>Festuca rubra</i>	+	+	+	+
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+	+	+
<i>Frangula alnus</i>	+	+	+	+
<i>Galium palustre</i>	+	+	+	+
<i>G. uliginosum</i>	+	+	+	+
<i>Geranium sylvaticum</i>	+	+	0	0
<i>Geum rivale</i>	0	0	+	+
<i>Gymnadenia conopsea</i>	+	+	+	+
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0	0	+	+
<i>Hammarbya paludosa</i>	+	+	+	0
<i>Hierochloë arctica</i>	+	+	0	+
<i>Huperzia appressa</i>	0	0	0	+
<i>Juncus alpinoarticulatus</i>	0	0	+	+
<i>J. conglomeratus</i>	0	0	+	+
<i>J. filiformis</i>	+	+	+	+
<i>J. stygius</i>	0	+	0	0
<i>Juniperus communis</i>	+	+	+	+
<i>Lathyrus palustris</i>	+	+	0	0
<i>L. pratense</i>	+	+	+	+
<i>Ledum palustre</i>	+	+	+	+
<i>Ligularia sibirica</i>	+	+	0	0
<i>Linnaea borealis</i>	0	+	0	0

Продолжение табл. 2

Виды растений	Колатсельга		Эссойла	
	Lounamaa (1961) и др.	Наши данные	Lounamaa, 1963	Наши данные
<i>Listera ovata</i>	+	+	0	0
<i>Luzula pilosa</i>	0	+	0	0
<i>Lycopus europaeus</i>	0	+	0	0
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	+	+	+
<i>Lythrum salicaria</i>	0	+	0	0
<i>Maianthemum bifolium</i>	+	+	+	+
<i>Malaxis monophyllos</i>	+	+	0	0
<i>Melampyrum pratense</i>	+	+	+	+
<i>Menyanthes trifoliata</i>	+	+	+	+
<i>Milium effusum</i>	0	+	0	0
<i>Molinia caerulea</i>	+	+	+	+
<i>Moneses uniflora</i>	0	+	+	+
<i>Myosotis cespitosa</i>	0	0	+	+
<i>M. palustris</i>	0	+	0	0
<i>Myrica gale</i>	+	+	0	0
<i>Nardus stricta</i>	0	0	+	+
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	0	+	+	+
<i>Orthilia secunda</i>	0	0	+	+
<i>Oxalis acetosella</i>	+	+	+	+
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	+	+	+	+
<i>O. palustris</i>	+	+	+	+
<i>Padus avium</i>	+	+	+	+
<i>Paris quadrifolia</i>	+	+	0	0
<i>Parnassia palustris</i>	+	+	+	+
<i>Pedicularis palustris</i>	+	+	0	0
<i>P. sceptrum-carolinum</i>	+	+	+	+
<i>Petasites frigidus</i>	+	+	+	0
<i>Thyselium palustre</i>	+	+	+	+
<i>Phegopteris connectilis</i>	+	+	0	+
<i>Phragmites australis</i>	+	+	+	+
<i>Picea abies</i>	+	+	+	+
<i>Pinus sylvestris</i>	+	+	+	+
<i>Pinguicula vulgaris</i>	+	0	0	0
<i>Platanthera bifolia</i>	0	0	+	+
<i>Poa palustris</i>	0	+	0	+
<i>P. pratensis</i>	0	+	+	+
<i>P. remota</i>	0	0	0	+
<i>Polygala amarella</i>	+	+	0	0
<i>Potentilla erecta</i>	+	+	+	+
<i>Pyrola minor</i>	+	+	+	+
<i>P. rotundifolia</i>	+	+	+	+
<i>Ranunculus acris</i>	+	+	+	+
<i>R. auricomus</i>	0	0	+	+
<i>Rhynchospora alba</i>	+	+	0	+
<i>R. fusca</i>	0	+	0	0
<i>Ribes nigrum</i>	+	+	+	+
<i>Rosa acicularis</i>	0	0	+	+
<i>R. majalis</i>	+	+	0	0
<i>Rubus arcticus</i>	+	+	+	+
<i>R. chamaemorus</i>	+	+	+	+
<i>R. saxatilis</i>	+	+	0	0
<i>Rumex acetosa (incl. R. fontanopaludosis)</i>	+	+	+	+
<i>Salix aurita</i>	+	+	+	+
<i>S. caprea</i>	+	+	+	+
<i>S. cinerea</i>	+	+	+	+
<i>S. lapponum</i>	+	+	+	+
<i>S. myrsinifolia</i>	0	+	+	+

Окончание табл. 2

Виды растений	Колатсельга		Эссойла	
	Lounamaa (1961) и др.	Наши данные	Lounamaa, 1963	Наши данные
<i>S. myrtilloides</i>	+	+	0	0
<i>S. pentandra</i>	+	+	+	+
<i>S. phylicifolia</i>	+	+	+	+
<i>S. rosmarinifolia</i>	+	+	+	0
<i>Saxifraga hirculus</i>	0	0	+	0
<i>Saussurea alpina</i>	+	+	0	0
<i>Scheuchzeria palustris</i>	+	+	+	+
<i>Scirpus sylvaticus</i>	+	+	0	+
<i>Scutellaria galericulata</i>	+	+	+	+
<i>Selaginella selaginoides</i>	+	+	0	0
<i>Solidago virgaurea</i>	+	+	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	+	0	0
<i>Sparganium natans</i>	0	+	0	0
<i>Stellaria nemorum</i>	0	0	0	+
<i>S. palustris</i>	0	+	+	+
<i>Succisa pratensis</i>	0	0	+	0
<i>Thelypteris palustris</i>	+	+	+	0
<i>Tofieldia pusilla</i>	+	+	0	0
<i>Trichophorum alpinum</i>	+	+	+	0
<i>Trichophorum cespitosum</i>	+	+	+	0
<i>Trientalis europaea</i>	+	+	+	+
<i>Triglochin palustre</i>	+	0	0	0
<i>Utricularia intermedia</i>	+	+	+	+
<i>U. minor</i>	+	+	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	+	+	+
<i>V. uliginosum</i>	+	+	+	+
<i>V. vitis-idaea</i>	+	+	+	+
<i>Viola epipsila</i>	+	+	+	+
<i>V. palustris</i>	+	+	+	+
Всего:	151	175	129	131
Общий состав флоры	177		144	
– в том числе общих видов	149		116	
– выявлено вновь	26		15	
– не выявлено повторно	2		13	

В окрестностях поселка Эссойла на сильно заболоченной Корзинской низине открытые и облесенные мезоевтрофные и мезотрофные болота, а также болотистые луга на глинистых почвах занимали более 5 тыс. га. К. Луонама обследовал низину в 1942 году, анализ опубликованного им списка флоры Корзинской низины (Lounamaa, 1963), включающий не только виды болотных местообитаний, позволил нам отнести к флоре болот низины 129 видов сосудистых растений. Флора этих болот, по сравнению с болотами в районе Колатсельги, была более бедной (табл. 2), так как здесь нет выходов основных коренных пород, а территория низины сложена озерными глинами. От берега озера Сямозера она отделена песчаными флювиогляциальными отложениями, среди которых имеются верховые болота.

Корзинская низина в 60-ые годы была фактически полностью осушена для сельскохозяйственного использования и на месте обширных болот созданы поля для выращивания многолетних трав. Сохранились только небольшие участки облесенных болот по краям низины, а также маленькие верховые болота в западинах среди флювиогляциальных отложений. Это привело к большой потере разнообразия растительных сообществ открытых мезотрофных болот на этой территории, а также некоторому обеднению болотной флоры.

При исследовании флоры Корзинской низины и окрестностей Эссойлы в настоящее время не выявлено 13 видов сосудистых растений, отмеченных ранее на болотах (табл. 2). Это в первую очередь виды мезоевтрофных открытых местообитаний, которые были здесь полностью уничтожены мелиорацией (*Carex dioica*, *Eriophorum gracile*, *E. latifolium*, *Trichophorum alpinum*, *T. cespitosum*,

Dactylorhiza incarnata, *Hammarbya paludosa*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Saxifraga hirculus*, *Succisa pratensis* и др.). При этом следует отметить, что, несмотря на сильную трансформацию болотных экосистем, большинство видов болотной флоры на этой территории сохранились на маленьких остатках болотных массивов, сырых берегах водоемов, а также поселились во вторичных местообитаниях: зарастающие мелиоративные каналы, сырые придорожные полосы.

Современная болотная флора окрестностей Эссойлы включает 131 вид (табл. 2), в ее составе 116 видов, выявленных ранее К. Луонама и 15 видов, дополнительно выявленных нами в последние годы. Ряд видов, указывавшихся К. Луонама для болот и болотистых лугов, но имеющих широкие экологические амплитуды, сохранились во флоре Корзинской низины, но не в болотных местообитаниях (*Anthoxanthum odoratum*, *Carex pallescens*, *Juncus conglomeratus*, *Molinia caerulea*, *Nardus stricta*). Среди вновь выявленных видов преимущественно виды облесенных мелкозалежных участков окраев болот, сохранившихся на низине, местами они с выходами ключевых вод (*Carex disperma*, *C. elongata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Dryopteris expansa*, *Equisetum pratense*, *Hierochloë arctica*, *Poa remota*, *Scirpus sylvaticus*, *Stellaria nemorum*). Такие места здесь ранее не изучались, т. к. К. Луонама исследовал только обширные открытые части болот, пригодные для сельскохозяйственного освоения.

Приведенные данные свидетельствуют о довольно высокой устойчивости болотной флоры даже на сильно трансформированных территориях. Две вышеописанные модельные территории могут в дальнейшем служить хорошими полигонами для проведения мониторинга локальных флор южной Карелии, так как по ним имеются данные и по общему составу современной флоры.

Лесоболотный стационар «Киндасово» также расположен в Пряжинском районе на северном берегу реки Шуя, южнее Корзинской низины на 10 км. Здесь, начиная с 1970 года, рядом лабораторий Института биологии и леса Карельского научного центра РАН ведутся комплексные исследования естественных и мелиорированных болотных и лесных экосистем. На территории стационара представлены основные типы болот южной Карелии (Елина, 1977), которые до 1969 года были в естественном состоянии, после чего в 1969–1974 годах часть их была осушена. В этот период на естественных и осушенных участках основных типов болот и заболоченных лесов была заложена серия пробных площадей, на которых разноплановые мониторинговые исследования продолжаются по настоящее время. Результаты этих исследований обобщены в ряде монографий и многочисленных статьях (Козловская и др., 1978; Елина и др., 1984, 2005; Медведева, 1989; Орлов, 1991; Саковец и др., 2000; Кузнецов, Саковец, 2006). Большое внимание в этих исследованиях уделяется и динамике растительного покрова разных типов болотных экосистем под воздействием лесоосушительной мелиорации. Некоторые результаты мониторинговых наблюдений за динамикой флоры болот и болотных сообществ после осушения приводятся в данном разделе.

Флора болот стационара включает 140 видов сосудистых растений и 62 вида листостебельных мхов (Максимов и др., 1997), она близка по составу с флорой болот Корзинской низины. После проведения мелиорации ряда болот на этой территории не произошло исчезновение ни одного из видов болотной флоры, так как сохранились местообитания всех видов на неосушенных болотах, а многие виды продолжают расти и на осушенных участках, так как не произошло их сильного облесения.

Трансформация болотных экосистем после лесоосушительной мелиорации приводит в первую очередь к изменению их гидрологического режима, вследствие чего начинаются сукцессии растительного покрова. При этом эти процессы идут по-разному, в зависимости от трофности и естественной растительности болотных участков, а также способов их осушения и освоения. Изменению растительности болот и заболоченных лесов под влиянием осушения посвящено достаточно много работ как у нас в стране, так и за рубежом (Sarasto, 1957; Елисеева, 1963; Буш, Аболин, 1968; Laine et al., 1995; Нешатаев, 1986, 2005). Анализ литературы показывает, что большая часть материалов об изменении растительного покрова болот и заболоченных лесов получена на основе однократных учетов, проведенных через достаточно большой период после осушения. При этом динамика почвенного покрова рассматривается в сравнительно немногих работах, в основном на болотах Европейской части России (Ниценко, 1951; Юрковская, 1963; Гузлена, 1963); в Западной

Сибири (Елисева, 1963; Платонов, 1967), основное же внимание уделяется реакции на осушение древесного яруса или его формированию на открытых болотах.

Т. К. Юрковская (1963) изучала изменение растительного покрова под влиянием осушения безлесных травяно-сфагновых переходных болот и сосняков сфагновых в Карелии с давностью осушения 30–50 лет. При интенсивном осушении травяно-сфагновых переходных болот доминантами травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сформировавшихся производных лесных сообществах стали лесные растения и лесные мхи. При более слабой степени осушения изменения, происшедшие в напочвенном покрове, незначительны, исчезают лишь самые гидрофильные болотные растения, увеличивается обилие болотных кустарничков, лесные растения встречаются единично на приствольных повышениях. В монографии В. Н. Федорчука с соавт. (2005) приводятся сведения об изменчивости биогеоценозов основных типов леса на осушенных землях на северо-западе европейской части России, их динамике в процессе возрастных и восстановительных смен.

Финские исследователи (Laine et al., 1995) изучали изменения напочвенного покрова в сосняках сфагновых с давностью осушения от 3 до 55 лет. Отмечается, что в первые годы после осушения исчезают гидрофильные осоки (*Carex lasiocarpa* и *Carex rostrata*). Покрытие болотных кустарничков снижается с возрастанием сомкнутости древесного яруса, участие сфагновых мхов с уменьшением освещенности происходит в следующем порядке *Sph. fuscum* > *S. magellanicum* > *S. russowii*.

Результаты наших стационарных исследований динамики состава и структуры растительного покрова на некоторых типах болот на Киндасовском стационаре достаточно полно опубликованы (Грабовик, 1989, 2005, 2007), ряд этих данных, с акцентом на изменения состава флоры, приводится ниже.

Мезотрофное травяно-сфагновое болото Близкое. На этом маленьком болоте площадью около 10 га с неглубокой торфяной залежью (около одного метра) центральная часть была занята кочковато-топяным комплексом, в котором кочки занимали 30 %, мочажины – 70. Оно было осушено редкой сетью открытых канав через 160 метров в 1969 году. Кочки были заняты кустарничково-осоково-сфагновыми сообществами, на них росли единичные низкие (до 2 м) березы и сосны. В неглубоких мочажинах до осушения были сообщества ассоциации *Carex lasiocarpa*-*Menyanthes trifoliata*, представленные двумя субассоциациями: *Carex lasiocarpa*-*Menyanthes trifoliata* и *Carex lasiocarpa*-*Sphagnum subsecundum* (Кузнецов, 2005). Видовое богатство болотного участка до осушения было невелико и включало 29 видов: из них деревья – 2, кустарнички – 5, травы – 16, сфагновые мхи – 3, зеленые мхи – 3.

Уже через 7–10 лет после осушения на более интенсивно осушенной части болотного участка в 30-ти метровой полосе вдоль канала происходит ослабление фитоценотической роли болотных растений и создаются благоприятные условия для естественного облесения болот. Происходит массовое поселение березы пушистой на бывших сфагновых кочках и коврах, на месте которых в дальнейшем формируются древесно-травяные фитоценозы, в которые постепенно вселяются лесные виды (Грабовик, 2005). Микрорельеф участка в дальнейшем сглаживается.

Анализ динамики флоры на этом участке выполнен на примере ассоциации *Carex lasiocarpa*-*Menyanthes trifoliata*, приуроченной к мочажинам, как на более интенсивно осушенной части болотного участка, в 30-ти метровой полосе вдоль канавы (табл. 3), так и на середине межканавной полосы (ширина 160 м), на которой влияние осушения проявилось значительно слабее (табл. 4). При анализе использованы эколого-ценотические группы видов (ЭЦГ), выделенные при классификации растительности болот Карелии (Кузнецов, 2005).

На 30 метровой полосе от осушителя через 7 лет очень резких изменений в травяно-кустарничковом и моховом ярусах мочажин не произошло. Исчезли лишь гидрофильные виды *Carex limosa*, *C. rostrata*, *C. chordorrhiza*, *C. acuta*, а у *Sphagnum subsecundum* резко снизилось обилие и он сохранился лишь в наиболее влажных местах (табл. 3). *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata* по-прежнему сохраняют высокую константность, но их проективное покрытие снизилось до 15 и 10 % соответственно. Различные виды болотных растений реагируют на осушение неодинаково. Одни быстро отмирают, а другие испытывают явное угнетение и отмирают постепенно. Встречаются виды, которые развиваются даже лучше и роль их в покрове заметно увеличивается после осушения, особенно *Calamagrostis neglecta* и *Comarum palustre* (табл. 3).

Таблица 3

Постмелиоративная динамика видового состава мочажин мезотрофного травяно-сфагнового болота в приканавной полосе 30 м

(здесь и в табл. 4 и 5 приводятся римскими цифрами – константность видов: V – 81–100 %; IV – 61–80 %; III – 41–60 %; II – 21–40 %; I – 11–20 %; «г» – до 10 %; арабскими цифрами – обилие, в баллах)

ЭЦГ и виды	Годы исследований				
	1971	1978	1989	1999	2003
	число площадок				
	5	9	9	9	9
Группа <i>Chamaedaphne calyculata</i>					
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	III ¹	II ⁺	–	–	–
<i>Andromeda polifolia</i>	IV ²	–	–	–	–
<i>Oxycoccus palustris</i>	II ¹	III ⁺	–	г	–
<i>Sphagnum angustifolium</i>	–	г	–	–	–
Группа <i>Scheuchzeria palustris</i>					
<i>Carex limosa</i>	I ¹	–	–	–	–
Группа <i>Carex lasiocarpa</i>					
<i>Carex lasiocarpa</i>	V ⁴	V ³	III ²	II ⁺	–
<i>C. rostrata</i>	II ¹	–	–	–	–
Группа <i>Baeothryon alpinum</i>					
<i>Salix rosmarinifolia</i>	г	г	–	–	–
<i>Equisetum palustre</i>	I ¹	V ¹	IV ¹	г	IV ¹
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	–	–	–	–	I ¹
<i>Sphagnum centrale</i>	–	–	II	II ¹	I ⁺
<i>Campylium stellatum</i>	I ⁺	III ¹	–	–	–
Группа <i>Carex livida</i>					
<i>Sphagnum subsecundum</i>	IV ⁴	II ¹	–	–	–
<i>Warnstorffii exannulata</i>	II ¹	II ⁺	–	–	–
Группа <i>Menyanthes trifoliata</i>					
<i>Menyanthes trifoliata</i>	IV ³	V ²	IV ¹	II ¹	II ⁺
<i>Eriophorum polystachion</i>	III ¹	II ⁺	–	–	–
<i>Carex chordorrhiza</i>	V ²	–	–	–	–
<i>Equisetum fluviatile</i>	II ⁺	III ¹	–	–	–
Группа <i>Calla palustris</i>					
<i>Salix myrtilloides</i>	III ²	III ²	–	–	–
<i>Phragmites australis</i>	–	–	–	–	г
<i>Caltha palustris</i>	V ¹	V ¹	III ¹	–	–
<i>Scutellaria galericulata</i>	–	–	–	г	г
<i>Carex cinerea</i>	–	–	III ¹	I ⁺	II ¹
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	–	–	–	г ⁺	I ⁺
<i>Climacium dendroides</i>	–	–	–	г ⁺	I ⁺
Группа <i>Carex acuta</i>					
<i>Carex acuta</i>	г ⁺	–	–	–	–
<i>Calamagrostis neglecta</i>	III ²	V ⁴	V ²	V ³	V ³
<i>Comarum palustre</i>	IV ²	V ³	V ²	V ²	IV ¹
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	IV ¹	V ¹	V ³	III ¹	IV ⁺
<i>Stellaria palustris</i>	–	–	г ⁺	II ⁺	г
<i>Galium uliginosum</i>	III ¹	IV ⁺	V ¹	V ¹	II ⁺
<i>Cirsium palustre</i>	–	–	III ¹	I ⁺	I ⁺
<i>Thyselium palustre</i>	III ¹	IV ¹	III ¹	I ⁺	II ⁺
Группа <i>Saxifraga hirculus</i>					
<i>Epilobium palustre</i>	г	II ¹	IV ¹	–	–
<i>Bryum weigelii</i>	–	–	–	г	г
Группа лесных видов					
<i>Betula pubescens</i>	+	+	+	+	+
<i>Picea abies</i>	+	+	+	+	+
<i>Pinus sylvestris</i>	+	+	+	+	+
<i>Rubus idaeus</i>	–	–	–	–	г
<i>Angelica sylvestris</i>	–	–	II ⁺	–	I ⁺
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	–	–	–	I ¹	I ⁺
<i>Deschampsia cespitosa</i>	–	–	III ¹	IV ²	г
<i>Dryopteris carthusiana</i>	–	–	–	III ¹	III ²
<i>Equisetum sylvaticum</i>	–	–	–	IV ¹	II ¹
<i>Geum rivale</i>	–	–	II ⁺	г	г

Окончание табл. 3

ЭЦГ и виды	Годы исследований				
	1971	1978	1989	1999	2003
	число площадок				
	5	9	9	9	9
<i>Pyrola rotundifolia</i>	–	–	II ⁺	I ⁺	г
<i>Trientalis europaea</i>	–	–	–	III ⁺	III ¹
<i>Brachythecium oedipodium</i>	–	–	–	IV ¹	II ¹
<i>Brachythecium rivulare</i>	–	–	–	г	г
<i>Polytrichum longisetum</i>	–	–	–	г	г
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	–	–	–	–	I ⁺
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	–	–	–	г	г
<i>Hepaticae</i>	–	–	–	III ¹	III ¹
Всего видов	27	23	21	32	35

При дальнейшем действии осушения (15–20 лет) в напочвенном покрове бывших мочажин большинство болотных видов продолжает сохраняться, но жизненность их снижается, они не цветут и не плодоносят. Происходит изреживание травяного покрова, за этот период из растительного покрова исчезло 11 видов болотных кустарничков и трав, но в тоже время здесь появляются новые виды, как болотные, отсутствовавшие здесь до осушения (*Carex cinerea*, *Stellaria palustris* и др), так и начинают поселяться незначительном количестве лесные (*Angelica sylvestris*, *Pyrola rotundifolia* и др.) и луговые (*Deschampsia cespitosa*) (табл. 3).

Через 30 лет после осушения в напочвенном покрове бывших мочажин произошли существенные изменения. В их сообществах представлено 35 видов сосудистых растений и мхов. За этот период осушения болотные растения еще сохранились, но проективное покрытие их значительно снизилось, продолжается внедрение лесных видов (табл. 3), хотя в сложении напочвенного покрова они еще не играют значительной роли. Проективное покрытие травяного яруса не превышает 45 %. За период исследования из растительного покрова выпало 18 видов, а вновь появилось 25. В последнее десятилетие появились отдельные виды луговых зеленых мхов (*Brachythecium oedipodium*, *Plagiothecium denticulatum*), которые поселяются на микроповышениях. Следует отметить, что произрастающая здесь группа светолюбивых растений, таких как *Calamagrostis neglecta*, *Chamaenerion angustifolium* образуют здесь вейниково-разнотравные сообщества, которые на открытых местах (в окнах) препятствуют лесовозобновительному процессу. А такие виды как, *Angelica sylvestris*, *Dryopteris cartusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Trientalis europaea*, *Rubus idaeus* и др. составляют группу теневыносливых видов, наибольшее распространение которых отмечается под пологом *Betula pubescens* (табл. 3).

На середине (80 метров) межканавной полосы (табл. 4) вследствие слабого осушения типично болотные сообщества мочажин перестраиваются медленно. Изменения в видовом составе происходят в том же направлении, что и в приканавной полосе, но значительно медленнее. Здесь удлинился период доминирования гигромезофильных и гигрофильных видов, но при дальнейшем действии осушения происходит уменьшение степени покрытия мезотрофного болотного разнотравья, которое, в основном, исчезает из растительного покрова через 20 лет после осушения (8 видов). В настоящее время видовое богатство сообществ невелико – 27 видов, вместо 19 до осушения. За период исследования из растительного покрова исчезло 15 видов, большая их часть в первые 15–20 лет после осушения, вновь появившимися являются 19 видов. Внедрение лесных видов здесь отмечается только через 25–30 лет после осушения, но доля их участия в напочвенном покрове совсем незначительна. Здесь по-прежнему *Calamagrostis neglecta* образует различные сообщества, которые препятствуют лесовозобновительному процессу. Проективное покрытие трав достигает здесь до 60 %. При слабой степени осушения *Calamagrostis neglecta* сохраняет очень высокий коэффициент участия в растительном покрове, он разрастается, продуцирует мощную дернину и слой сухой ветоши, в результате чего облесения не происходит, т. к. процесс естественного облесения затухает уже в первое десятилетие после осушения (табл. 4).

Таблица 4

Постмелиоративная динамика растительности мочажин мезотрофного травяно-сфагнового болота на середине межканавной полосы

Виды	Годы исследований				
	1971*	1978	1989	1999	2003
	число площадок				
	5	9	9	9	9
Группа Chamaedaphne calyculata					
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	V ¹	–	–	–	–
<i>Andromeda polyfolia</i>	V ¹	–	–	–	–
<i>Oxycoccus palustris</i>	V ¹	II ⁺	–	–	–
Группа Carex lasiocarpa					
<i>Carex lasiocarpa</i>	III ³	V ⁴	VI ²	–	–
Группа Baeothryon alpinum					
<i>Equisetum palustre</i>	–	III ¹	IV ¹	II ¹	IV ¹
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	–	–	–	–	r ¹
<i>Sphagnum centrale</i>	–	–	–	III ¹	–
<i>Campylium stellatum</i>	–	III ¹	–	–	–
Группа Carex livida					
<i>Sphagnum subsecundum</i>	IV ⁴	III ¹	–	–	–
<i>Warnstorffia exannulata</i>	–	II ¹	–	–	–
Группа Menyanthes trifoliata					
<i>Menyanthes trifoliata</i>	V ³	V ²	IV ¹	III ¹	III ⁺
<i>Eriophorum polystachion</i>	III ¹	III ¹	–	–	–
<i>Carex chordorrhiza</i>	V ⁴	–	–	–	–
<i>Equisetum fluviatile</i>	–	V ¹	–	–	–
Группа Calla palustris					
<i>Salix myrtilloides</i>	V ³	V ²	–	–	–
<i>Caltha palustris</i>	V ³	V ¹	IV ¹	–	–
<i>Scutellaria galericulata</i>	–	–	–	r	r
<i>Carex cinerea</i>	–	–	II ¹	r ⁺	r ⁺
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	–	–	–	r ⁺	I ⁺
<i>Climacium dendroides</i>	–	–	–	II ⁺	I ⁺
Группа Carex acuta					
<i>Calamagrostis neglecta</i>	II ⁺	V ⁴	V ²	V ³	V ³
<i>Comarum palustre</i>	V ²	IV ³	V ²	V ²	IV ¹
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	III ¹	IV ¹	V ³	V ¹	IV ⁺
<i>Stellaria palustris</i>	–	–	II ⁺	II ⁺	r
<i>Galium uliginosum</i>	III ¹	r ⁺	V ¹	IV ¹	II ⁺
<i>Cirsium palustre</i>	–	–	III ¹	II ⁺	I ⁺
<i>Thyselium palustre</i>	V ¹	V ¹	IV ¹	II ⁺	II ⁺
Группа Saxifraga hirculus					
<i>Epilobium palustre</i>	III ¹	IV ¹	IV ¹	–	–
<i>Bryum weigelii</i>	–	–	–	r	r
Группа лесных видов					
<i>Betula pubescens</i>	+	+	+	+	+
<i>Picea abies</i>	+	+	+	+	+
<i>Pinus sylvestris</i>	+	+	+	+	+
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	–	–	–	–	I ⁺
<i>Deschampsia cespitosa</i>	—	–	–	IV ²	–
<i>Dryopteris cartusiana</i>	–	–	–	–	II ¹
<i>Equisetum sylvaticum</i>	–	–	–	III ¹	I ¹
<i>Pyrola rotundifolia</i>	–	–	II ⁺	–	–
<i>Trientalis europaea</i>	–	–	–	II ⁺	IV ¹
<i>Brachythecium oedipodium</i>	–	–	–	IV ¹	II ¹
<i>Brachythecium rivulare</i>	–	–	–	–	r
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	–	–	–	II ¹	r
<i>Polytrichum longisetum</i>	–	–	–	r	r
<i>Hepaticae</i>	–	–	–	IV ¹	IV ¹
Всего	19	20	17	25	27

Динамика видового состава растительного покрова центральной части аапа болота. Небольшое болото аапа типа Койвусу площадью 40 га с торфяной залежью мощностью около 1,5 м, осушено в 1971 году. Его центральная часть была занята кочковато-топяным комплексом, в котором кочки занимали 36 %, мочажины – 64. Отдельные низкие деревья березы и сосны высотой до 2 метров были приурочены к осоково-сфагновым кочкам. В мочажинах представлены сообщества ассоциации *Carex lasiocarpa* – *Menyanthes trifoliata*. Во флористическом составе участка отмечено 27 видов: деревьев – 2, кустарничков – 5, трав – 12, сфагновые мхи – 5, зеленые мхи – 3, из них в мочажинах – 15 (табл. 5).

Таблица 5

**Постмелиоративная динамика растительности мочажин кочковато-топяного комплекса
Sphagneta magellanici + *Herbeta***

Эколого-ценотические группы	Годы исследований				
	1971	1977	1984	1996	2003
	n = число площадок				
	N=9	n=9	n=9	n=9	n=9
Группа <i>Ledum palustre</i>					
<i>Vaccinium uliginosum</i>	–	–	–	II ⁺	II ⁺
Группа <i>Empetrum nigrum</i>					
<i>Polytrichum strictum</i>	II ¹	II ⁺	V ⁴	V ⁵	V ³
Группа <i>Chamaedaphne calyculata</i>					
<i>Betula nana</i>	IV ²	IV ³	IV ⁴	V ⁴	V ⁴
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	II ¹	–	–	–	–
<i>Andromeda polifolia</i>	V ²	III ¹ –	II ¹	III ¹	V ¹
<i>Oxycoccus palustris</i>	IV ¹	I ⁺	III ²	V ³	V ³
<i>Sphagnum magellanicum</i>	IV ³	III ¹	IV ²	V ³	V ²
<i>Sphagnum angustifolium</i>	III ³	III ¹	II ¹ –	V ³	V ⁵
Группа <i>Scheuchzeria palustris</i>					
<i>Carex limosa</i>	III ²	–	–	–	–
<i>Sphagnum balticum</i>	–	–	–	I ⁺	I ⁺
Группа <i>Carex lasiocarpa</i>					
<i>Carex lasiocarpa</i>	V ³	V ¹	V ²	II ⁺	II ⁺
Группа <i>Baeothryon alpinum</i>					
<i>Aulacomnium palustre</i>	II ¹	III ¹	II ⁺	II ⁺	II ⁺
Группа <i>Carex livida</i>					
<i>Sphagnum subsecundum</i>	III ⁴	–	–	–	–
Группа <i>Menyanthes trifoliata</i>					
<i>Menyanthes trifoliata</i>	IV ¹	IV ¹	II ¹	–	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	V ¹	III ⁺	V ³	III ⁺	V ⁺ –
<i>Carex chordorrhiza</i>	V ⁴	III ⁺	–	–	–
<i>Equisetum fluviatile</i>	IV ¹	II ⁺	–	–	–
Группа лесных видов					
<i>Betula pubescens</i>	–	+	+	+	+
<i>Picea abies</i>	–	–	–	–	+
<i>Pinus sylvestris</i>	–	–	+	+	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	–	–	–	II ⁺	II ⁺
<i>Dicranum polysetum</i>	–	–	–	II ⁺	II ⁺
<i>Polytrichastrum longisetum</i>	–	–	II ⁺	II ⁺	II ⁺
Всего видов	15	13	13	16	17

Анализ динамики приводится на примере ассоциации *Carex lasiocarpa* – *Menyanthes trifoliata* (субассоциация *Carex lasiocarpa*-*Sphagnum subsecundum*), приуроченной к мочажинам. До осушения в мочажинах доминировали *Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *Menyanthes trifoliata*, моховой покров был представлен *Sphagnum subsecundum*.

Через 7 лет после осушения в результате изменения почвенно-гидрологического режима из растительного покрова исчезли гипергигрофильные виды *Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *Sphagnum subsecundum*. Доминантные виды остались те же, но изменились их жизненность и проективное покрытие. По бывшим мочажинам распространилась молодая поросль *Betula nana* (табл. 5).

Через 13 лет после осушения в бывших мочажинах отмечается дальнейшее распространение *Betula nana*. К наиболее стойким, удерживающимся в напочвенном покрове в течение многих лет, относятся *Carex lasiocarpa*, а у *Menyanthes trifoliata* снижается встречаемость и жизненность. Зеленые мхи, в основном *Polytrichum strictum*, полностью заселяют участки с мертвым *Sphagnum subsecundum*, в это время здесь поселяется и *Polytrichastrum longisetum*, отмечены всходы и подрост сосны.

Через 25 лет и через 33 года отмечено дальнейшее сглаживание микрорельефа и расселение *Sphagnum angustifolium* по бывшим топким мочажинам, отмечается изменение видового состава участка, встречаемости и проективного покрытия ряда видов (табл. 5). Наблюдается ослабление фитоценотической роли *Carex lasiocarpa*, уменьшение ее жизненности, высота ее падает до 30–40 см, она не цветет и не плодоносит, это свидетельствует о застойном режиме увлажнения и значительном снижении УПГВ до – 25–30 см ниже поверхности, что также подтверждается и исчезновением *Menyanthes trifoliata*. Изменения состава флоры участка направлены в сторону полного исчезновения или снижения жизненности гигрофильных трав и мхов, снизились жизненность и обилие большинства болотных видов кустарничков и трав и только *Andromeda polifolia* и особенно *Betula nana* обильно разрослись после осушения. В микроценозах с разреженным ерником, занятых дернинами *Polytrichum strictum* и *Polytrichastrum longisetum*, от которых микрорельеф становится мелкокомковатым, поселяются небольшие клоны *Vaccinium uliginosum* и *V. vitis-idaea*. В это же время отмечается появление елового подроста (табл. 5).

Олиготрофное грядово-мочажинное болото Ритту-суо площадью 180 га, осушено в 1972 году. Его центральная открытая часть занята кочковато-мочажинным комплексом, в котором кочки занимали 30 %, мочажины – 70. Во флористическом составе отмечен 21 вид: деревья – 1, кустарнички – 6, травы – 4, сфагновые мхи – 6, зеленые мхи – 1, лишайники – 2, печеночники – 1.

Олиготрофный кочковато-мочажинный болотный участок *Sphagneta fusci* + *Sphagneta baltici* расположен в центральной открытой части болотного массива Ритту-суо. До осушения в растительном покрове кочек преобладали фитоценозы ассоциации *Andromeda polifolia*-*Eriophorum vaginatum*-*Sphagnum fuscum*. На кочках имелись небольшие пятна (синузии) лишайников *Cladina rangiferina* + *Cl. arbuscula*. Основной ассоциацией мочажин была *Scheuchzeria palustris*-*Sphagnum balticum* + *S. majus*, на фоне которой на небольших микроповышениях имелись фрагменты ассоциации *Andromeda polifolia*-*Eriophorum vaginatum*-*Sphagnum balticum*. Отдельные деревья сосны высотой до 2 метров приурочены к кочкам.

В результате анализа полученных данных можно заключить, что при осушении видовой состав болотного участка изменяется очень медленно. В первые пять лет он остается почти неизменным, соотношение доминирующих видов существенно не меняется. При более длительном осушении (10 лет и более) кустарничково-травяной и моховой покров претерпевают существенные изменения. На кочках и грядах уменьшается покрытие *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*, увеличивается фитоценотическая роль *Vaccinium uliginosum*. Сфагновые мхи чутко реагируют на понижение УПГВ, отмечается деградация сфагновых мхов, на этих участках поселяются лишайники *Cladina rangiferina* + *Cl. arbuscula*.

Понижение УПГВ вызвало наиболее существенные изменения в растительном покрове мочажин: уменьшилось проективное покрытие *Scheuchzeria palustris*, стали разрастаться менее требовательные к увлажнению виды – *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*. В моховом ярусе мочажинный гипергидрофильный вид *Sphagnum majus* выпал из растительного покрова в первые годы после осушения и на его месте разросся *Sphagnum balticum*.

Улучшение водного режима после осушения способствовало естественному возобновлению здесь древесных пород, т. е. появлению подроста, количество которого через 11 лет после осушения насчитывалось до 6,5 тыс. шт./га, в том числе сосны 6,1 тыс. шт./га. Высота основной массы подроста варьировала от 0,4 до 0,6 м. По краю каналов отмечается появление *Betula pubescens*.

В последующие годы (33 года) после осушения на высоких кочках сфагновые мхи замещаются лишайниками и лесными зелеными мхами, такими как *Pleurozium schreberi* и видами рода *Dicranum*. В травяно-кустарничковом ярусе увеличивается проективное покрытие *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, но снижается проективное покрытие и встречаемость *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus microcarpus*. В мочажинах изменения видового состава не отмеча-

ется, изменяется лишь жизненность *Sphagnum balticum* и проективное покрытие *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*.

За период после осушения на участке сформировался 40-летний древостой с полнотой 0,2. Средний диаметр – 2 см, средняя высота – 2,0 м. Максимальный диаметр сосны достигает 6–8 см, а высота – 4–5 м. В целом, оценивая формирование древостоев на открытых олиготрофных кочковато-мочажинных болотных участках, можно прогнозировать увеличение полноты после осушения, которая у большей части насаждений будет составлять 0,5–0,6, т. е. будут формироваться в основном низкополнотные древостои. Обусловлено это куртинным размещением деревьев на кочках, которые занимают примерно 40 % площади, там где имеются довольно благоприятные условия для их роста (Грабовик, Ананьев, 2006).

ВЫВОДЫ

Детальный анализ динамики видового состава растительного покрова болот после осушения позволил проследить ход сукцессий, выражающийся в обобщенных временных сериях. Эти серии являются моделью, отображающей направление происходящих смен фитоценозов во времени под влиянием осушения.

Под влиянием осушения и сукцессий растительного покрова происходит выравнивание микрорельефа.

На мезотрофных травяно-сфагновых и аапа болотах отмечается не только изменение видового состава растительного покрова, но и снижение его биоразнообразия. Наиболее чутко реагируют на осушение гипергигрофильные виды, такие как *Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *Sphagnum subsecundum*, которые из растительного покрова выпадают в первые годы после осушения. В результате осушения в сосняках кустарничково-сфагновых возрастает видовое разнообразие сообществ, появляются виды, характерные для таежных лесов.

Под влиянием осушения на разных типах болотных участков происходит неодинаковое изменение растительных сообществ. В первую очередь меняется жизненность и количественное соотношение компонентов исходных фитоценозов, а также их видовой состав; сукцессионный процесс идет в сторону мезофитизации фитоценозов по сравнению с исходными. Наиболее быстрая смена растительных сообществ или их группировок происходит на аапа болотах.

Самый устойчивый к осушению – олиготрофный кочковато-мочажинный болотный участок, на котором и через 33 года после осушения растительность сохраняет болотный характер.

1.3. ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ КАК ОБЪЕКТ МОНИТОРИНГА

В Карелии мохообразные играют существенную роль в функционировании растительного покрова. Мхи – облигатные компоненты большинства экосистем, а на болотах, занимающих 30 % территории, они являются доминантами и эдификаторами многих растительных сообществ и основными торфообразователями. Изучение флоры листостебельных мхов Карелии началось еще в XIX веке финскими и русскими ботаниками (V. Brotherus, К. Бергштрессер и др.), активно продолжалось и в XX веке (А. J. Huuskonen, М. Kotilainen, Л. А. Волкова и мн. др.), но бриофлора республики все еще остается не до конца выявленной. Об этом свидетельствуют постоянные находки новых видов мхов.

Первый список листостебельных мхов Карелии, включающий 426 видов (430 с учетом современной номенклатуры) был составлен в начале 90-х гг. прошлого века (Волкова, Максимов, 1993). После публикации этого списка на территории республики выявлено около 70 новых видов мхов, а после обобщающей сводки В. Бротеруса (Brotherus, 1923) – 120 видов. В настоящее время в регионе обнаружено 496 видов мхов, относящихся к 53 семействам и 159 родам. Увеличение объема флоры мхов в первую очередь произошло за счет более тщательного исследования территории. Однако ряд видов, несомненно, появились в регионе впервые. Такими являются, например, арктомонтанные *Oligotrichum hercynicum* и *Pogonatum dentatum*². Эти виды в настоящее время встречаются как в го-

² Номенклатура мхов приводится по M.S. Ignatov et al. (2006), а печеночников – по А. Д. Потемкин и Е. В. Софронова (2009).

рах (НП Паанаярви), так и на равнинной части территории Карелии (окр. озер Тулос, Елмозеро, Хиисъярви), и продолжают расширять свой ареал по нарушенным местообитаниям (Максимов, Максимова, 2005; 2007).

С другой стороны, ряд флористических находок 50–100 летней давности пока не удастся подтвердить новыми сборами. Возможно, некоторые из «неподтвержденных» видов исчезли под влиянием антропогенного фактора, включающего вырубку лесов, осушение болот, частые пожары, в том числе на скалах, которые разрушили или уничтожили местообитания ряда редких видов. Большая часть «неподтвержденных» видов являются редкими, занесенными в Красную книгу Республики Карелия (2007). Приведенные выше данные по изменению флоры листостебельных мхов Карелии позволяют провести предварительный мониторинг, который показывает, что бриофлора Карелии за вековой период претерпела ряд изменений, в основном связанных с антропогенной деятельностью человека.

Мониторинг биоразнообразия листостебельных мхов отдельных эталонных участков Карелии. В последнее время составлены аннотированные списки листостебельных мхов ряда охраняемых и проектируемых к охране территорий Карелии: заповедников «Кивач» (Волкова, 1981; Максимов и др., 1995; 2004; 2007) и «Костомукшский» (Бойчук 1998, 2001, 2003; Kuznetsov et al., 2000), национальных парков «Паанаярви» (Максимов, 1995; Halonen, Ulvinen, 1996; Максимов, 2003; Максимов, Игнатова, 2009; Максимов, Золотов, 2010), «Калевальский» (Бойчук 1998, 2003), планируемых национальных парков «Ладожские шхеры» (Максимов, Максимова, 2000, 2001, Бойчук, 2003), «Койтайоки» (Максимов и др., 1998 а), «Тулос» (Максимов и др., 1998 б; 2009), лесоболотного стационара «Киндасово» (Бойчук, 2005) и некоторых других (Бойчук, 2003, 2007; Максимов и др., 2003; Максимов, Максимова, 2003, 2008, 2009). Анализ списков указанных выше охраняемых территорий показал, что с учетом дополнений последних лет, наиболее полно выявление видового разнообразия мхов проведено в заповедниках «Кивач», национальном парке «Паанаярви», ландшафтном заказнике «Тулос» и лесоболотном стационаре «Киндасово». Эти территории будут основой для проведения мониторинга биоразнообразия бриофлоры в регионе (табл. 6).

Таблица 6
Флора листостебельных мхов охраняемых территорий Карелии

Охраняемые территории	Флористический район ¹	Количество видов				
		Общее			Занесенные в ККРК ²	
		n	% от флоры Карелии	% от флоры района	n	% от видов ККРК
НП «Паанаярви»	1	339	68	100	35	39
НП «Калевальский»	3	160	32	62	3	3
ГЗ «Костомукшский»	3	158	32	62	1	1
ПЛЗ «Тулос»	3	155	31	60	3	3
ПЛЗ «Койтайоки»	6	113	21	55	1	1
ЛЗ «Толвойarvi»	6	143	29	75	3	3
Заповедник «Кивач»	7	248	50	76	7	8
ЛБ стационар «Киндасово»	11	173	35	82	3	3
ПНП «Ладожские шхеры»	12	285	56	75	33	37
Общее количество видов в Карелии		496			89	

¹ Флористические районы (по: Раменская, 1960), ² Красная книга Республики Карелия (2007).

В Карелии имеется только два эталонных участка, которые можно использовать для мониторинга биоразнообразия бриофитов в настоящее время, – это бывший финский заповедник «Хиисъярви» и национальный парк «Паанаярви». В 30-е годы прошлого века в «Хиисъярви» проводил бриофлористические исследования известный финский натуралист Ристо Туомикоски и опубликовал для него список печеночников и листостебельных мхов (Tuomikoski, 1935). На небольшой площади около 10 км² было обнаружено 70 видов печеночников и 186 мхов, что позволяет считать эту локальную бриофлору очень богатой. Р. Туомикоски посещал заповедник также в 1939 г., однако эти результаты его бриофлористических исследований не опубликованы, за исключением данных по двум редким видам: *Sphagnum molle* Sull. (Heikkilä, Lindholm, 1988) и *Grimmia ramondii* (*Dryptodon patens* (Hedw.) Brid.) (Wahlenberg, 1998).

После значительного перерыва в 1998, 2002 и 2004 гг. нами было проведено повторное изучение бриофлоры бывшего заповедника «Хиисъярви» и его окрестностей. В ходе исследований было выявлено 160 видов листостебельных мхов (Максимов, Максимова, 2006), из них 23 вида являются новыми для исследованной территории. Подтверждено современными сборами произрастание в окрестностях Хиисъярви самого редкого в России амфиатлантического сфагнового мха – *Sphagnum molle*. Он занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и в Красную книгу Республики Карелия (2007). Впервые о произрастании этого вида в Карелии Ладожской сообщается в работе Р. Isoviita (1970), но без указания места и времени сбора. Значительно позднее в статье по распространению и экологии *Sphagnum molle* в Восточной Финляндии сообщается о находке этого вида (гербарный сбор R. Tuomikoski 1939 г.) именно на берегу оз. Хиисъярви (Heikkilä, Lindholm, 1988). Следовательно, *Sphagnum molle* сохранился в данном регионе в течение более чем 60 лет. Куртинки *Sphagnum molle* встречаются среди зарослей *Molinia caerulea* на пологих песчаных берегах в прибойной зоне озер Хиисъярви и Койтаярви. Рядом с ним отмечены обширные куртинки *Sphagnum papillosum*, *S. compactum* и очень редко – *S. affine*. На мелководье возле мыса Питканиemi собран еще один редкий субокеанический вид *Sphagnum denticulatum*. Таким образом, в окрестностях бывшего заповедника «Хиисъярви» обнаружены 4 редких субокеанических вида (*Sphagnum affine*, *S. denticulatum*, *S. subnitens*, *S. molle*), очень требовательных к влажности воздуха. Анализ распределения осадков по территории Карелии показал, что оз. Хиисъярви находится вблизи района, где выпадает наибольшее количество осадков: 700–750 мм в год (Атлас ..., 1989).

Бриофлора бывшего заповедника «Хиисъярви» и его окрестностей с учетом наших исследований и литературных данных насчитывает 212 видов листостебельных мхов, что составляет 58 % от флоры мхов биогеографической провинции Карелия ладожская (361) и 43 % – от бриофлоры всей Карелии. Из всех изученных в последнее время особо охраняемых территорий Карелии по богатству листостебельных мхов бывший заповедник «Хиисъярви» стоит на четвертом месте после НП «Паанаярви», ПНП «Ладожские шхеры» и заповедника «Кивач» (табл. 6). Однако следует отметить, что ряд кальцефильных видов, приводимых для заповедника R. Tuomikoski (1935), найти не удалось, так как небольшие обнажения кальцефильных пород по ручью Калаоя, для которых они указывались, были затоплены в результате деятельности бобров, поселившиеся здесь вероятно в 80-е годы прошлого века.

На территории бывшего заповедника и в его окрестностях обнаружено 8 редких мхов: *Grimmia ramondii*, *Neckera crispa*, *Plagiomnium drummondii*, *Pohlia camptotrachela*, *Pseudotaxiphyllum elegans*, *Sphagnum affine*, *S. denticulatum*, *S. molle*, занесенных в Красную книгу Карелии (2007). Необходимо продолжить выявление видового состава мохообразных на данной территории, так как она является хорошим эталонным участком для проведения многолетнего мониторинга видового состава бриофитов, а также создать здесь ботанический заказник.

Мониторинг редких видов мхов, включенных в Красную книгу Республики Карелия. При подготовке второго издания Красной книги Республики Карелия (2007, далее – ККРК) был выполнен анализ распространения видов мхов на территории республики с учетом последних данных. В результате из списка ранее охраняемых, согласно Красной книге Карелии (1995), было исключено 12 видов (Максимов, 2009). Во второе издание Красной книги Республики Карелия (2007) внесено 89 видов листостебельных мхов. Из них, *Sphagnum molle* включен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и 15 видов (*Didymodon icmadophilus*, *Fissidens pusillus*, *Grimmia ramondii*, *G. reflexidens*, *Gymnostomum boreale*, *Homalothecium lutescens*, *Hamatocaulis lapponicus*, *Orthotrichum cupulatum*, *O. gymnostomum*, *Plagiomnium affine*, *P. drummondii*, *Plagiothecium nemorale*, *Stereodon fertilis*, *Stereodon holmenii*, *Tortula cernua*) впервые включены (Максимов, 2009). Во втором издании ККРК приводятся также карты распространения для 12-ти очень редких видов мхов (*Aulacomnium turgidum*, *Conardia compacta*, *Dicranodontium denudatum*, *Gymnostomum boreale*, *Neckera pennata*, *Paraleucobryum sauteri*, *Plasteurhynchium striatulum*, *Pseudephemerum nitidum*, *Seligeria subimmersa*, *Sphagnum affine*, *S. molle*, *Stereodon fertilis*). Все перечисленные выше данные являются хорошей базой при проведении мониторинга «краснокнижных» видов мхов Карелии в дальнейшем.

Мониторинг биоразнообразия бриофитов старовозрастных еловых лесов. Мохообразные являются неотъемлемым компонентом лесов. Они участвуют в образовании напочвенного покрова,

в обрастании упавших гниющих стволов деревьев, камней, валунов различного размера и т. д. Специальные исследования биоразнообразия бриофитов старовозрастных лесов, выполненные в Швеции и Норвегии, относятся к хвойным южно-таежным лесам, произрастающим, в основном, в условиях морского климата (Gustafsson, Hallingbäck, 1988; Söderström, 1988; Anderson, Hytteborn, 1991; Frisvol, Prestø, 1997). Авторами было установлено, что старовозрастные леса отличаются более высоким разнообразием бриофитов, по сравнению со средневозрастными лесами и лесами, подвергающимися рубкам. Оказалось, что в старовозрастных лесах имеется большое количество подходящих для бриофитов микроместообитаний, таких как стволы деревьев больших размеров, деревья осины, вывороты корней деревьев с нарушенной почвой. Особенно важное значение для эпиксильных видов имеет присутствие гнилой древесины различной степени разложения и повышенная влажность воздуха. Для старовозрастных лесов был выявлен ряд характерных видов мхов и печеночников, которые впоследствии стали называть индикаторами старых лесов.

На территории Карелии изучение видового разнообразия мхов еловых лесов выполнено только в ландшафтном заказнике «Толвоярви» (Maksimov et al., 1999). Бриофиты изучались в ельнике чернично-зеленомошном на 12-ти фиксированных площадках размером 25x25 м. Всего в старовозрастных еловых лесах ландшафтного заказника «Толвоярви» обнаружено 77 бриофитов (57 мхов и 20 печеночников).

Наибольшее участие в сложении мохового покрова принимают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum majus*, *D. polysetum*, *D. fuscescens*, *Sciuro-hypnum curtum*, *S. reflexum*, *S. starkei* из мхов и *Ptilidium pulcherrimum*, *Orthocaulis attenuatus*, *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus profundus* из печеночников. В напочвенном покрове фоновыми бриофитами являются *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *D. majus*. В микропонижениях произрастают *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *S. angustifolium*. В напочвенном покрове отмечено ряд индикаторных видов старых лесов: *Sphagnum quinquefarium*, *S. wulfianum* и *Hylocomiastrum umbratum*. Наибольшее количество бриофитов обнаружено на гнилой древесине (17 мхов и 13 печеночников). Обычно на ней встречаются *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum fuscescens*, *Tetraphis pellucida*. Преимущественно на гнилой древесине растут такие редкие эпиксильные печеночники как *Calypogeia suecica*, *Lophozia ascendens* и *L. longidens*. На выворотах деревьев на нарушенном почвенном покрове обычны *Dicranella cerviculata*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia nutans* и *Polytrichum juniperinum*. Только в таком местообитании произрастает *Schistostega pennata*, характерный вид старых еловых лесов. В основании стволов и на выступающих корнях больше всего бриофитов (14) обнаружено на осине. Здесь встречаются *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium laetum*, *Pagiomnium cuspidatum* и *Sciuro-hypnum starkei* и др. Эпифиты осины представлены *Orthotrichum obtusifolium*, *O. speciosum*, *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata* и *Radula complanata*. Все эти виды за исключением *Sanionia uncinata* являются облигатными эпифитами. На крупных валунах и скалах в лесу обнаружены *Paraleucobryum longifolium*, *Dicranum montanum*, *Plagiothecium laetum*. Два первых вида встречаются исключительно в таких типах местообитаний.

Анализ распределения бриофитов по субстратам показал, что виды, произрастающие на гнилой древесине и на стволах деревьев, являются наиболее специфичными и уязвимыми. Мхи напочвенного покрова менее специфичны к экологическим условиям местообитаний и более устойчивы к меняющимся условиям среды. На исследованном участке обнаружен ряд видов индикаторов старовозрастных лесов (*Hylocomiastrum umbratum*, *Rhodobryum roseum*, *Sphagnum quinquefarium*, *S. wulfianum*, *Calypogeia suecica*, *Lophozia longiflora*, *L. ascendens*), что позволяет рассматривать этот участок как хорошо сохранившийся фрагмент спелых еловых среднетаежных лесов. *Calypogeia suecica* и *Lophozia ascendens* занесены в Красную книгу Республики Карелия (2007). Детальные бриофлористические исследования коренных типов леса необходимо продолжить в различных частях Карелии, чтобы выявить весь блок видов-индикаторов, характерных для хвойных лесов средней и северной тайги.

Изменение ареалов некоторых видов мхов на фоне антропогенной трансформации экосистем. С уничтожением или нарушением естественной среды обитания ряд видов мхов постепенно исчезает. Однако, в ряде случаев, антропогенная трансформация природных экосистем приводит к расселению некоторых видов и значительному расширению их ареала. Многочисленные место-

обитания с нарушенной почвой, связанные с деятельностью человека: лесовозные дороги на обширных территориях рубок лесов, их обочины, тропы, канавы, карьеры, гари, кострища и т. д. оказываются вполне приемлемыми для обитания ряда видов мхов. К ним относятся не только обычные и широко распространенные мхи нарушенных почв, но и некоторые виды, которые до недавнего времени по своему распространению можно было отнести к арктомонтанным.

Так, *Pogonatum dentatum* впервые был собран в Карелии в тундровом поясе гор в районе оз. Паанаярви Е. Vainio в 1878 г. (Brotherus, 1923). В равнинной части республики вид обнаружен только в 1970 г. (Волкова, 1972). По данным на 1993 г. (Волкова, Максимов, 1993) он отмечался уже в 7-ми флористических районах из 12-ти, выделенных М. Л. Раменской (1960). В настоящее время вид отмечен во всех флористических районах республики (Максимов, Максимова, 2009). *P. dentatum* широко распространен на нарушенных субстратах как естественного (вывороты корней деревьев), так и антропогенного происхождения (обочины дорог, откосы канав и т. д.). На активное расселение этого арктомонтанного вида на восток и юг Финляндии в свое время обратили внимание финские ботаники (Vaarama, 1967; Fagerstén, 1977). Быстрое распространение *P. dentatum* отмечается и в средней части европейской России (Игнатов, Игнатова, 2003). Специальными исследованиями скандинавских бриологов (Hassel, Söderström 1998, 1999, 2003) было подтверждено, что экспансия *P. dentatum* с гор на равнины Фенноскандии связана с хозяйственной деятельностью человека. Они установили, что жизнеспособность спор вида в «банке» спор в почве очень короткая. Поэтому, для поселения новых популяций вида необходимо постоянное появление нарушенных участков почвы. В естественных условиях произрастания вида в горах такие участки образуются часто в связи с эрозией почвы. На равнине до недавнего времени естественные нарушенные почвы были представлены, в основном, выворотами деревьев, которых было недостаточно для распространения вида из-за их малочисленности и небольшого размера. Только с началом механизированной лесозаготовки и прокладкой густой сети лесных дорог появилось большое количество нарушенных участков почвы, которые *P. dentatum* стал активно осваивать.

Первое указание на произрастание *Oligotrichum hercynicum* в Карелии относится к 1997 г. (Бойчук, 1998). Вид был найден сначала у самой границы с Финляндией в национальном парке «Калевальский» и в заповеднике «Костомукшский». Затем он был обнаружен нами еще в нескольких точках: в ПЛЗ «Тулос», национальном парке «Паанаярви», в окрестностях оз. Хиисъярви и п. Лендеры и даже в центральной Карелии в окрестностях оз. Елмозеро. Всюду вид произрастал на нарушенной почве. В 2004 г. в ПЛЗ «Тулос» вид отмечен в большом количестве со спорофитами по обочинам лесовозных дорог. Аналогично предыдущему виду арктомонтанный *O. hercynicum* продвигается на восток и юг Восточной Фенноскандии (Söderström, 1998; Enroth, 2002). Однако, в 2006 г. мы неожиданно обнаружили в гербарии Хельсинского университета образец *Oligotrichum hercynicum* (как *O. incurvum* Lindb.), собранный В. Бротерусом ещё в 1904 г. на берегу оз. Янисъярви в Северном Приладожье. Почему-то автор не включил эту находку в свой фундаментальный труд «Die Laubmoose Fennoskandias», хотя в северных биогеографических провинциях Финляндии (Ok и K), граничащих с Карелией, вид им приводится (Brotherus, 1923). Таким образом, *Oligotrichum hercynicum* представлен в бриофлоре Карелии уже более чем сто лет. Но, по-видимому, широкого распространения тогда вид не имел. И лишь в 90-ые годы прошлого столетия в связи с интенсивными рубками леса вдоль пограничных территорий и появлением густой сети лесовозных дорог вид стал активно заселять их обочины с нарушенной почвой. Все находки вида в Карелии, в том числе в окрестностях оз. Елмозеро в центральной и оз. Янисъярви в южной Карелии приурочены к Западно-Карельской возвышенности или ее отрогам. В настоящее время *O. hercynicum* известен уже из 6 флористических районов (Максимов, Максимова, 2009). Предположение о расселении вида на юг Карелии ранее высказывал В. А. Бакалин без указания конкретных данных (Игнатов, Игнатова, 2003). В соседней Финляндии также замечено продвижение вида на юг (Enroth, 2002). Таким образом, аналогично предыдущему виду, аркто-монтанный *Oligotrichum hercynicum* продвигается на юг и восток Восточной Фенноскандии по местообитаниям с нарушенной почвой.

В последние годы было обнаружено продвижение на север неморального вида *Barbula unguiculata*. Этот вид встречается преимущественно в южных районах России на нарушенных глинистых почвах и значительно реже, – на доломитах (Игнатов, Игнатова, 2003). Продолжительное время

вид был известен в Карелии только по двум находкам из Приладожья (Паксуниеми и Соанлахти). В связи с наблюдающимся в настоящее время расселением вида на север он был исключен из списка охраняемых видов (Максимов, 2009).

Наряду с расширением ареала некоторых видов, в настоящее время происходит сокращение встречаемости ряда видов мхов, например из семейства *Splachnaceae*, таких как *Splachnum luteum*, *S. rubrum*. Некоторые представители этого семейства: *Splachnum ampullaceum*, *S. sphaericum*, *S. vasculosum* в течение последних 20 лет нами вообще не собирались. Все они поселяются на помете и трупах животных и погавках птиц. Возможно, что редкие находки этих видов связаны со снижением численности диких и домашних животных и птиц. Сокращение встречаемости ряда видов семейства *Splachnaceae* в центральной России отмечается также М. С. Игнатовым (устное сообщение).

1.4. ЯГОДНЫЕ РАСТЕНИЯ БОЛОТ

Растительные ресурсы – это часть природных ресурсов, которая включает в себя все богатство флоры и растительности в виде растительного сырья, веществ, содержащихся в растениях, самих растений и их сообществ (Основные понятия., 2001). В настоящее время во всем мире неуклонно растет интерес к растительным ресурсам дикой природы как источнику «здоровой» пищи и биологически активных веществ. В России из более 12 000 видов флоры сосудистых растений 2250 видов используются в официальной и народной медицине, 550 видов растений – пищевые и пряно-ароматические растения (Павлов, Стриганова, 2005). Общие запасы дикорастущих ягод в Российской Федерации оцениваются в 3000–5000 тыс. тонн, орехов – 800–1200 тыс. тонн, лекарственных растений (без морских водорослей) – 400 тыс. тонн (Тишков, 2005). Однако в России за последние десятилетия произошло ослабление внимания к проблемам охраны и рационального использования ресурсов живой природы. Экономическое и социальное значение природных биологических, в том числе пищевых ресурсов недооценивается, а существующий мониторинг состояния ресурсов биоты неполон и требует существенного совершенствования (Егошина и др., 2005). Поэтому одним из направлений развития фундаментальных исследований в области ресурсосведения являются оценка современного состояния ресурсов важнейших лекарственных и пищевых растений (Буданцев, 2005) и разработка системы информационного обеспечения по биоресурсам в масштабах страны (Павлов, Стриганова, 2005).

В составе флоры болот Карелии более 50 видов лекарственных и пищевых растений (Юдина и др., 1988) однако, традиционно востребованным населением республики и заготовительными предприятиями является клюква болотная. Ягоды клюквы заготавливаются в больших объемах, значительная часть их экспортируется.

Эколого-биологическая характеристика и ресурсы клюквы болотной. Клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers.) относится к семейству *Ericaceae* Juss. (Черепанов, 1995). Это очень мелкий стелющийся вегетативно-подвижный кустарничек с вечнозелеными кожистыми листьями. Цветки розово-красные, в кистевидных соцветиях по 2–4 цветка (Флора европейской части..., 1981). Плод – ягода темно-красная, сочная, кислая содержит в среднем 30 мг/ % аскорбиновой кислоты (Черкасов и др., 1981). Клюква болотная – циркумбореальный вид, встречается в европейской части России, Сибири, на Камчатке, Сахалине, в Фенноскандии, средней и атлантической Европе, в горных областях северного Китая и Японии, Северной Америке. Северная граница ареала проходит вблизи Полярного круга, а южная совпадает с границей распространения сфагновых болот. Наибольшее распространение клюква болотная имеет между 52° и 62° с.ш. (Беляев, 1938).

Клюква относится к группе болотных видов растений с очень широкой экологической амплитудой, но предпочитает открытые освещенные и прогреваемые участки сфагновых болот (Розанова, 1934; Богдановская-Гиенэф, 1946; Солоневич, 1956).

Важным биологическим свойством клюквы, как и других болотных кустарничков (например, *Chamaedaphne calyculata* L., *Andromeda polifolia* L.), является приспособленность к произрастанию в условиях постоянно нарастающей вверх сфагновой дернины. Обрастание ветвей клюквы сфагновыми мхами обуславливает образование придаточных корней, тонких и сильно ветвящихся. Глуби-

на их проникновения 5–10 см (Солоневич, 1956). Поэтому размножение клюквы вегетативное. Семенное размножение этого вида в естественных условиях происходит редко и только на нарушенных участках (Тимошок, 2007).

Сроки фенологического развития этого кустарничка сильно зависят от климата и погодных условий, разница в сроках прохождения фенофаз может достигать одного месяца (Черкасов и др., 1981; Юдина, Максимова, 1982; Алексеева, 2006). На болотах таежной зоны европейской части России весенний рост клюквы начинается в мае, после осенне-зимнего покоя (Солоневич, 1956). В Карелии по многолетним данным вегетация начинается 15 мая \pm 2 дня со слабого набухания цветочных почек (Южина, Максимова, 1993). В зависимости от погодных условий распускание почек и рост побегов наблюдается в середине или в конце мая. В начале июня клюкwa начинает цвести, массовое же цветение приходится на вторую половину июня – 24 июня \pm 2., но иногда затягивается до середины июля. Созревание плодов у клюквы продолжается до начала – середины сентября. Они не опадают, а сохраняются на побегах до начала лета следующего года.

Урожайность ягод клюквы болотной. Болота занимают в Карелии пятую часть ее территории – 3,6 млн. га. Они, согласно Г. А. Елиной (Елина и др., 1984), по режиму водно-минерального питания и растительности подразделяются на олиготрофные сфагновые (29,8 % от общей площади болот республики), мезотрофные травяно-сфагновые (28,8 %), мезоевтрофные и мезотрофные травяно-сфагново-гипновые аапа (26,0 %), дистрофные печеночно-лишайниково-сфагновые (12,8 %) и евтрофные болота (2,6 %). Болотные участки с продуктивными популяциями клюквы распространены в основном на болотах первых трех групп типов, редко встречаются на евтрофных и почти отсутствуют на дистрофных болотах (Клюква в Карелии, 1986).

В 1970-е годы с целью изучения урожайности ягод клюквы была организована сеть постоянных и временных пробных площадей, заложенных на модельных болотах и болотных участках с ягодными выделами (рис. 1). Учет на каждой из них производился на постоянных площадках 1 м² в 10–20-кратной повторности (Токарев, 1982, 1998а; Юдина, Максимова, 1982, 1993, 2005; Клюква в Карелии, 1986; Антипин и др., 1993). На основании проведенных исследований 1976–2001 гг. получены данные многолетней динамики продуктивности клюквы на болотных участках болот северной и южной Карелии (табл. 7).

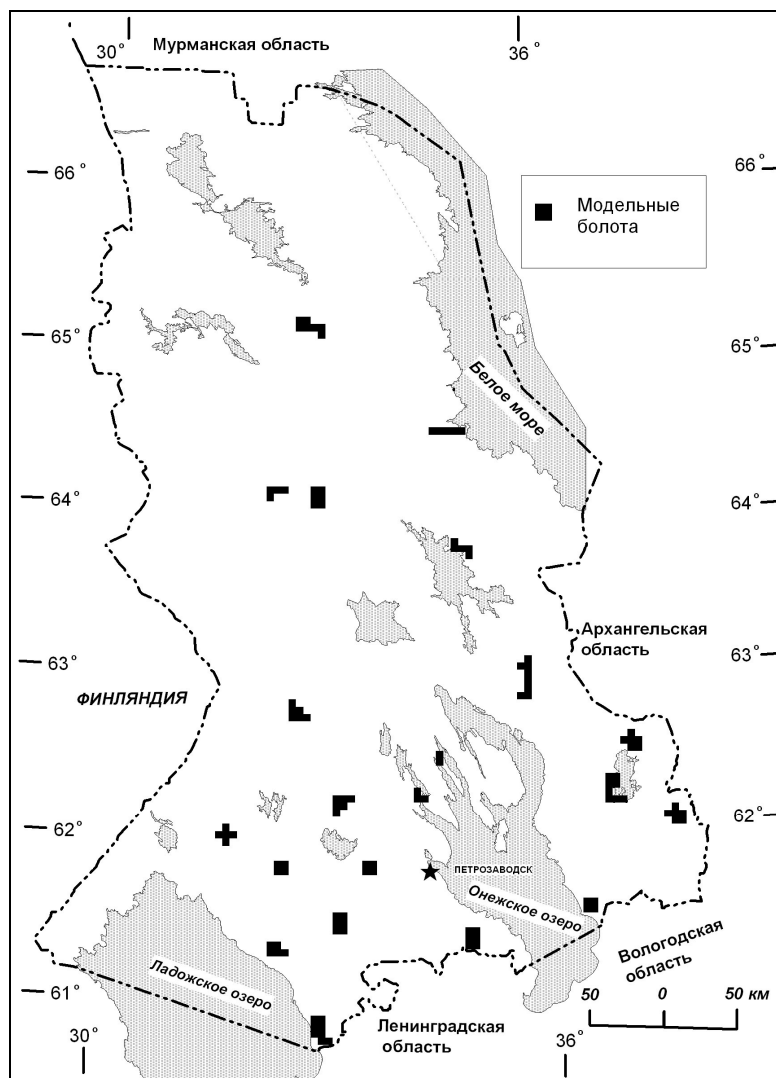


Рис. 1. Местоположение модельных болот с пробными площадями для изучения ресурсов клюквы болотной в Карелии

Таблица 7
 Урожайность ягод клюквы болотной в Карелии

Вид болотного участка, местоположение на болотах	Год наблюдений	Растительное сообщество	Урожайность (средняя/мин.-макс) кг/га
Северная Карелия			
Мезоевтрофный сфагново-травяной грядово-мочажинный, центр аапа болот	1976–1979	<u>Гряды</u> : <i>Calluna vulgaris</i> + <i>Molinia caerulea</i> – <i>Sphagnum papillosum</i> + <i>S. fuscum</i>	<u>3</u> 0–8
Мезоолиготрофный пухоносово-сфагновый, окрайки аапа болот	1976–1979	<u>Ковры</u> : <i>Baeotriton caespitosum</i> + <i>Schaeuchzeria palustris</i> – <i>Sphagnum papillosum</i> + <i>S. compactum</i>	<u>23</u> 8–36
Олиготрофный сосново-кустарничково-морошково-сфагновый, окрайки аапа болот	1976–1979	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Rubus chamaemorus</i> – <i>Sphagnum fuscum</i> + <i>S. angustifolium</i>	<u>34</u> 20–44
Олиготрофный сфагновый грядово-мочажинный, центр олиготрофных сфагновых болот	1976–1979	<u>Гряды</u> : <i>Pinus sylvestris</i> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Rubus chamaemorus</i> – <i>Sphagnum fuscum</i>	<u>28</u> 6–41
Олиготрофный сосново-кустарничково-сфагновый, окрайка олиготрофных сфагновых болот	1976–1979	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Empetrum nigrum</i> + <i>Carex globularis</i> – <i>Sphagnum fuscum</i> + <i>S. angustifolium</i>	<u>20</u> 9–25
Мезотрофный осоково-сфагновый, основная часть мезотрофных травяно-сфагновых болот	1976–1979	<i>Carex rostrata</i> – <i>Sphagnum fallax</i>	<u>76</u> 51–142
Мезотрофный сосново-травяно-сфагновый, окрайка мезотрофных травяно-сфагновых болот	1976–1979	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Betula nana</i> + <i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Sphagnum fallax</i>	<u>115</u> 80–195
Южная Карелия			
Мезотрофный кустарничково-травяно-сфагновый равнинный, окрайки аапа болот	1976–1979 1980–1984 1985–2001	<u>Ковры</u> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> + <i>Carex rostrata</i> – <i>S. fallax</i> + <i>S. angustifolium</i>	<u>510</u> 440–590 <u>256</u> 50–790 <u>513</u> 143–1682
Мезотрофный травяно-сфагновый слабо облесенный, окрайки аапа болот	1976–1979 1980–1984 1985–2001	<u>Ковры</u> : <i>Carex lasiocarpa</i> + <i>Menyanthes trifoliata</i> – <i>S. magellanicum</i> + <i>S. angustifolium</i> + <i>S. flexuosum</i>	<u>290</u> 110–430 <u>289</u> 44–641 <u>340</u> 96–685
Олиготрофный сфагновый кочковато-мочажинный, окрайки аапа болот	1976–1979 1980–1984 1985–2001	<u>Кочки</u> : <i>Andromeda polifolia</i> + <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>Sphagnum fuscum</i> + <i>S. angustifolium</i>	<u>215</u> 23–392 <u>53</u> 12–141 <u>182</u> 14–435
Мезотрофный осоково-сфагновый, основная часть мезотрофных травяно-сфагновых болот	1976–1979 1980–1984 1996–2000	<i>Carex rostrata</i> – <i>Sphagnum fallax</i>	<u>171</u> 52–423 <u>106</u> 5–208 <u>661</u> 84–1921
Мезотрофный древесно-тростниково-сфагновый, окрайка, мезотрофных травяно-сфагновых болот	1976–1979 1980–1984	<i>Pinus sylvestris</i> + <i>Betula pubescens</i> – <i>Phragmites australis</i> – <i>Sphagnum fallax</i>	<u>106</u> 11–294 <u>71</u> 1–143
Олиготрофный сфагновый грядово-мочажинный, центр олиготрофных сфагновых болот	1976–1979 1980–1984	<u>Гряды</u> : <i>Pinus sylvestris</i> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Rubus Chamaedaphne</i> + <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>Sphagnum fuscum</i>	<u>50</u> 41–51 <u>60</u> 4–147
Олиготрофный кустарничково-пушицево-сфагновый, окрайка олиготрофных сфагновых болот	1976–1979 1980–1984	<i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. magellanicum</i>	<u>20</u> 0–46 <u>45</u> 10–88
Олиготрофный сосново-кустарничково-пушицево-сфагновый, окрайка олиготрофных сфагновых болот	1976–1979 1980–1984	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> – <i>Rubus chamaemorus</i> + <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. magellanicum</i>	<u>57</u> 50–75 <u>151</u> 0–380

Наиболее урожайными являются мезотрофные болотные участки мезотрофных травяно-сфагновых и аапа болот южной Карелии. Проточный водно-минеральный режим этих болот обеспечивает здесь оптимальные условия для ее произрастания. Наименее урожайные болота этих типов расположены на севере республики.

Продуктивность ягодников существенно колеблется по годам, что обусловлено неустойчивым характером погоды региона, особенно возвратом холодов в весенне-летний период. В республике нередко в разгар бутонизации клюквы (конец мая), среднесуточная температура воздуха опускается до -5° , иногда выпадает снег. Заморозки могут погубить более 60 % бутонов в результате интенсивности цветения, а, следовательно, и плодоношения клюквы резко снижаются (Юдина, Максимова, 1982). По данным многолетних исследований на болотах южной Карелии самым урожайным был 1998 г., на мезотрофных травяно-сфагновых болотах урожайность достигала 1921 кг/га. Неурожайными годами были 1982 и 1997 гг. – от 0 на олиготрофных сфагновых болотах до 1 кг/га – на мезотрофных травяно-сфагновых. Ресурсы ягод клюквы в Карелии составляют в зависимости от погодных условий от 4 до 20 тыс. тонн (Токарев, 1991),

Картирование ресурсов ягод клюквы. Пространственное распределение запасов клюквы проводилось по разработанной нами методике электронного картирования растительных ресурсов болот Карелии (Антипин, Токарев, 2007, 2008, 2009а, 2009б). Она позволяет миновать сложную и трудоемкую работу по составлению промежуточных карт растительности и сразу же приступать к созданию ресурсоведческих карт.

Методика основана на объединении двух широко применяемых в картографии методических приемов: сети регулярных равновеликих квадратов и картограмм (Токарев, 1998б, 2005; Вомперский и др., 2005; Heikinheimo, Raatikainen, 1971; Lappalainen, Hanninen, 1993). Картограммой называют карту, на которой разной интенсивностью цвета показаны количественные отличия природных территорий, административных единиц и отдельных выделов (Коросов, Коросов, 2006). Наша картограмма ресурсов клюквы составлена в сети регулярных равновеликих квадратов 5×5 км (всего их 6139). Она создавалась в среде лицензионной программы ГИС – *MapInfo* на основе большого объема картографических и дистанционных (аэрофото и космические снимки) материалов и данных собственных многолетних исследований клюквы на болотах Карелии. На картограмме в сети геопозиционированных регулярных квадратов показано географическое распределение по территории республики биологических запасов клюквы (Антипин, Токарев, 2008, 2009а).

Клюква приурочена к болотам, и величина ее ресурсов напрямую зависит от величины болотной площади. Поэтому в первую очередь в сети регулярных квадратов был создан картографический слой «Заболоченность Карелии» (Токарев, 1998б) (рис. 2). Затем, в каждом квадрате ключевой территории определялась доля площади болотных участков и ресурсы (кг/га) ягод клюквы. Далее, на основе ГИС-технологий и космоснимков ресурсоведческие показатели клюквы экстраполировались на всю регулярную сеть, наложенную на территорию Карелии. При расчетах взяты минимальные значения урожая клюквы и была учтена обнаруженная нами тенденция снижения его величины в зависимости от географического местоположения болотного участка (табл. 8).

Биологическое объяснение снижения урожая клюквы к северу – это реакция кустарничка на короткий и прохладный вегетационный период северной Карелии. Здесь среднемноголетняя сумма температур воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ составляет около 1000, а на юге Карелии – 1500 (Атлас Карельской АССР, 1989).

Кроме того, с юга на север увеличивается площадь топяных болотных участков, не имеющих сплошного сфагнового покрова, а, следовательно, имеющих мало подходящих биотопов для произрастания на них клюквы. Однако они имеют большое значение для идентификации типологической принадлежности сопредельных с ними более урожайных на клюкву болотных участков.

Визуальный анализ космоснимков на экране компьютера проводился в сети регулярных квадратов в масштабе 1: 35 000. Опытным путем нами было установлено, что в таком масштабе наиболее четко дешифрируются как отдельные болотные участки, так и их сочетания.

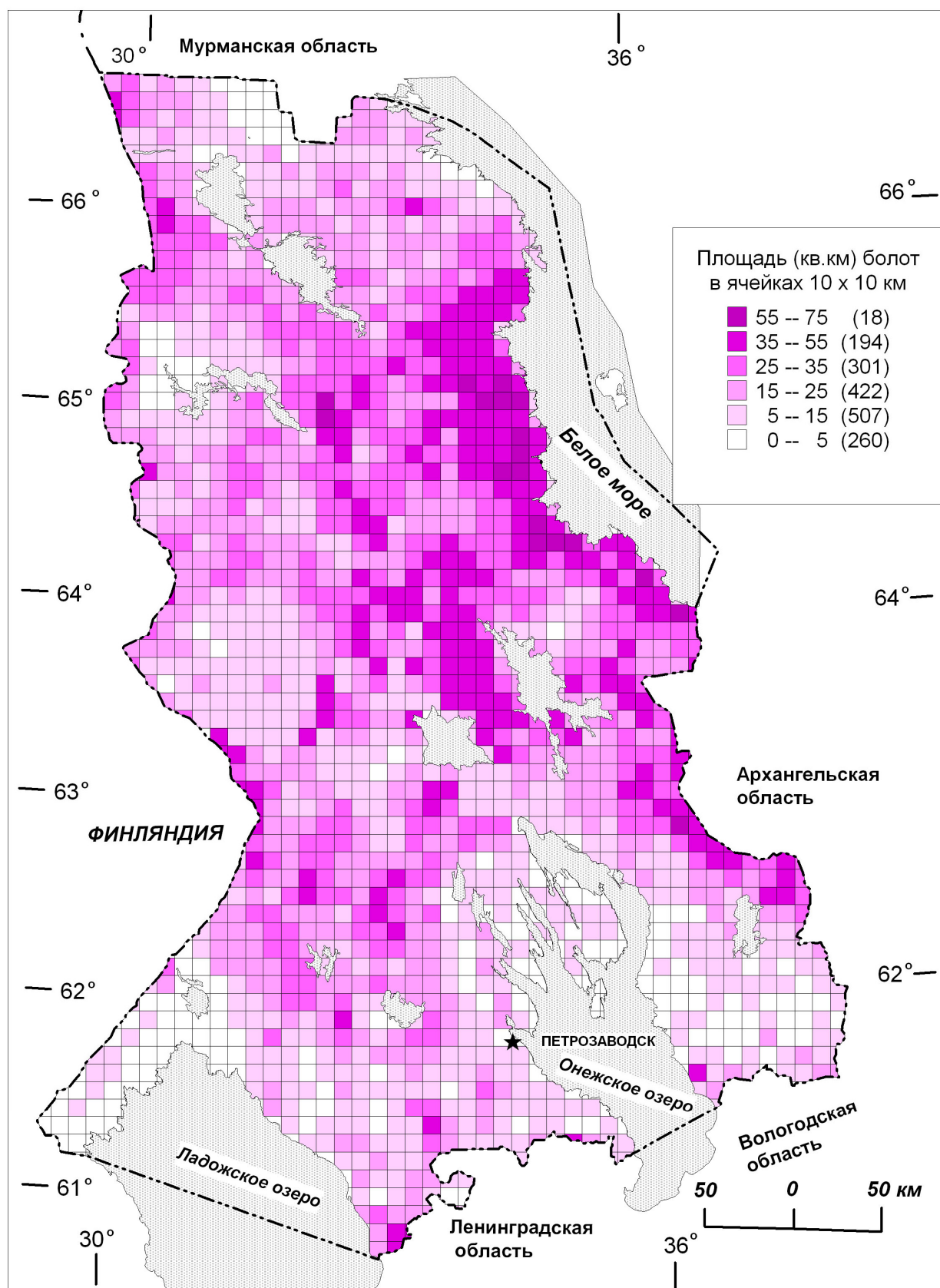


Рис. 2. Картограмма заболоченности территории Карелии в регулярной сети равновеликих квадратов. В скобках числечек с данной площадью болот

Таблица 8

Географическая изменчивость урожайности клюквы (кг/га)

Географическая широта	Вид болотного участка			
	Олиготрофный кустарничково-сфагновый	Олиготрофный сфагновый грядово-мочажинный	Мезотрофный древесно-травяно-сфагновый	Мезотрофный травяно-сфагновый
Южнее 61°	10,2	6,3	42,5	38,5
61°–62°	9,2	5,4	36,3	33,8
62°–63°	8,2	4,6	30,1	29,0
63°–64°	7,1	3,7	23,8	24,3
64°–65°	6,1	2,9	17,6	19,5
Севернее 65°	5,1	2,0	11,4	14,8

При составлении методики была разработана структура и содержание полей табличного файла банка геоданных ресурсов клюквы для квадратов 5 x 5 км:

1) Географический адрес квадрата (буквенное и цифровое обозначение столбца и ряда в сети регулярных квадратов);

2) Заболоченность территории квадрата, %;

3) Общая площадь болотных участков в квадрате, га;

4) Y – широта центра квадрата, проекция Пулково 1942, метры;

5) S₃ – общая площадь олиготрофных сосново-сфагновых болотных участков, га;

6) S₄ – общая площадь олиготрофных кустарничково-сфагновых кочковато- или грядово-мочажинных болотных участков, га;

7) S₅ – общая площадь мезотрофных древесно-травяно-сфагновых болотных участков, га;

8) S₆ – общая площадь мезотрофных травяно-сфагновых болотных участков, га;

9) U₃ – урожай ягод клюквы олиготрофных сосново-сфагновых болотных участков в зависимости от их географической широты, кг/га;

10) U₄ – урожай ягод клюквы олиготрофных кустарничково-сфагновых кочковато или грядово-мочажинных болотных участков в зависимости от их географической широты, кг/га;

11) U₅ – урожай ягод клюквы мезотрофных древесно-травяно-сфагновых болотных участков в зависимости от их географической широты, кг/га;

12) U₆ – урожай ягод клюквы мезотрофных травяно-сфагновых болотных участков в зависимости от их географической широты, кг/га;

13) Z_y – запас клюквы (тонн) в пределах каждого квадрата. Он определяется по алгоритму: $Z_y = 10^{-3} (U_3 S_3 + U_4 S_4 + U_5 S_5 + U_6 S_6)$, где 10^{-3} – множитель перевода данных запаса ягод клюквы в тонны.

По данному алгоритму был рассчитан запас клюквы на ягодоносных болотных участках каждого квадрата. После заполнения всех квадратов регулярной сети была составлена с помощью ГИС-технологий «Картограмма запасов клюквы Карелии» (рис. 3). Она представляет собой мелкомасштабную (1: 3 500 000) обзорную карту пространственного распределения ресурсов клюквы по территории Карелии. Эта карта насыщена большим объемом информации о ягодоносных болотных участках, на которых обильно произрастает клюква болотная, географическом характере распределении ресурсов ее ягод на таких участках. Вместе с тем она является дополнительным источником ресурсоведческой информации. На картограмме видно как неравномерно ресурсы клюквы распределены по территории Карелии. Запасы клюквы сосредоточены в центральной и южной части республики, а на севере они невелики. В тоже время, в наиболее населенных южных районах, особенно вблизи берегов Ладожского и Онежского озер, есть места, где ресурсы клюквы практически отсутствуют. Общий запас ягод клюквы на болотах Карелии, рассчитанный по картограмме с помощью ГИС-технологий, составляет 11,2 тыс. тонн. По картограмме можно также оценить ресурсы клюквы любого административного района Карелии и более мелких территориальных единиц.

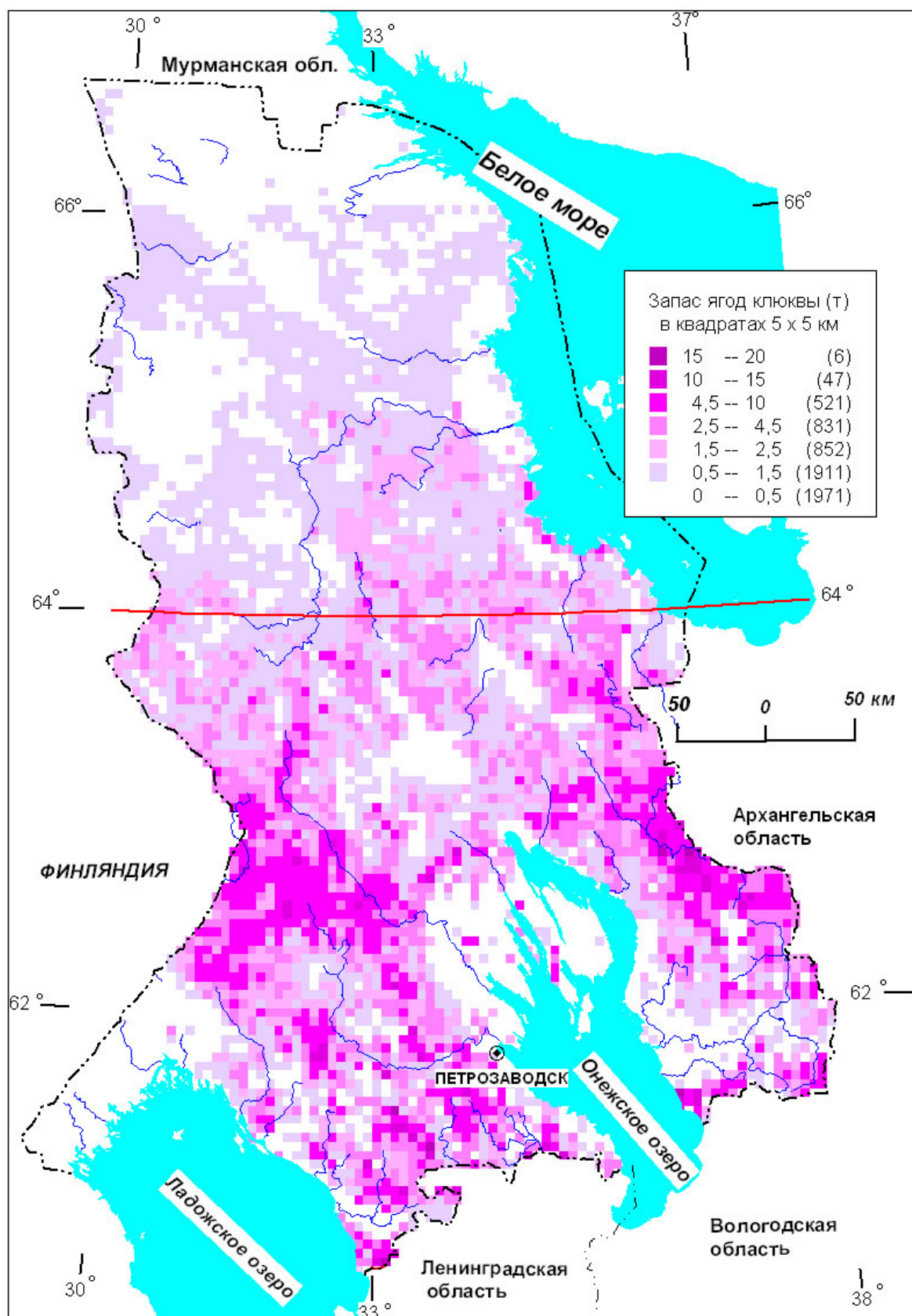


Рис. 3. Картограмма запасов клюквы в Карелии.
В скобках число квадратов с данным запасом ягод

Мониторинг и прогноз урожайности ягод клюквы болотной. В настоящее время мониторинг динамики цветения и плодоношения клюквы продолжается на 7 постоянных пробных площадях, заложенных на болотных участках болота Неназванное (табл. 9).

Т а б л и ц а 9
Геоботаническая характеристика болотных участков болота Неназванное

№ проб. площади	Год закладки	Вид болотного участка	Микрорельеф и растительность болотного участка	Уровень грунтов. вод, см	Учетные площадки 1м ² , шт.
I	1975	Олиготрофный пушицево-сфагновый	<u>Кочки</u> – <i>Andromeda polifolia</i> + <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>Sphagnum fuscum</i> + <i>S. angustifolium</i> <u>Мочажины</u> – <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>S. angustifolium</i> + <i>S. balticum</i>	25 5	10 10
II	1975	Мезотрофный кустарничково-травяно-сфагновый	<u>Ковры</u> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> + <i>Carex rostrata</i> – <i>S. fallax</i> + <i>S. angustifolium</i>	12	10
III	1975	Мезотрофный травяно-сфагновый	<u>Ковры</u> – <i>Carex lasiocarpa</i> + <i>Menyanthes trifoliata</i> – <i>S. magellanicum</i> + <i>S. angustifolium</i> + <i>S. flexuosum</i>	10	10
IV	2009	Олиготрофный сосново-кустарничково-морошкovo-сфагновый	<u>Волнистый</u> – <i>Pinus sylvestris</i> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Rubus chamaemorus</i> – <i>S. fuscum</i> + <i>S. angustifolium</i>	15	20
V	2009	Олиготрофный сфагновый грядово-мочажинный	<u>Гряды</u> – <i>Pinus sylvestris</i> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Rubus chamaemorus</i> – <i>S. fuscum</i> <u>Ковры</u> – <i>Andromeda polifolia</i> + <i>Rubus chamaemorus</i> – <i>S. fuscum</i> + <i>S. angustifolium</i> <u>Мочажины</u> – <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>S. balticum</i>	25 20 1	10 10 20
VI	2009	Мезотрофный осоково-сфагновый	<u>Ковры</u> – <i>Carex rostrata</i> – <i>S. fallax</i> + <i>S. angustifolium</i>	8	20
VII	2009	Мезотрофный сосново-тростниково-сфагновый	<u>Кочки</u> – <i>Pinus sylvestris</i> – <i>Phragmites australis</i> + <i>Carex lasiocarpa</i> – <i>S. centrale</i> + <i>S. angustifolium</i> <u>Ковры</u> – <i>Carex lasiocarpa</i> + <i>Menyanthes trifoliata</i> + <i>Phragmites australis</i> – <i>S. angustifolium</i>	25 5	13 12

Болотные участки этих видов являются наиболее перспективными ягодниками клюквы на болотах Карелии и основными картографическими единицами ресурсоведческих карт (Елина, 1975). На трех постоянных пробных площадках (№ I, II, III) ресурсоведческие исследования клюквы болотной были начаты в 1975 г (Юдина, Максимова, 1982, 1993, 2005). С 2001 года эти исследования были продолжены П. Н. Токаревым (Кузнецов и др., 2005). Остальные пробные площади были заложены нами в 2009 году на четырех болотных участках – потенциальных ягодниках клюквы, ранее не охваченных ресурсоведческими исследованиями (табл. 9). Выбор мест расположения площадей производился по следующим критериям: высокое проективное покрытие клюквы (не менее 10 %), низкая вариабельность количества ее цветков и бутонов, хорошая доступность для наблюдений. На всех площадках, начиная с 4 июня, изучалось сезонное развитие клюквы: бутонизация, цветение, появление завязей, плодоношение. Установлено, что массовое ее цветение наблюдалось 23–25 июня, а массовое плодоношение – 8–10 сентября. Полученные данные использовались при составлении прогнозной карты урожайности ягод клюквы.

Дополнительные данные для составления прогнозной карты урожайности клюквы в границах болотных участков – ягодников клюквы, были получены путем глазомерной оценки. При этом шкала плодоношения Каппера – Формозова (Черкасов и др., 1981) была модифицирована нами в шкалу глазомерной оценки ее урожайности по цветению (табл. 10).

Шкала составлена на основе многолетних данных и была использована для количественной оценки вариабельности основных ресурсоведческих показателей клюквы (Токарев, 1998а). Она использовалась при маршрутных рекогносцировочных учетах цветения клюквы и сопровождалась обязательной фото фиксацией болотных выделов с последующим просмотром и анализом полученного видеоряда в *Microsoft Photo Editor*.

Таблица 10

Шкала глазомерной оценки прогнозной урожайности клюквы по ее цветению

Глазомерная оценка цветения	Балл	Количество цветков, шт./м ²	Урожайность, г/м ²
Полное отсутствие цветков или единичные цветки на отдельных участках выдела	0	До 10	До 1,5
Единичные цветки по всему выделу	1	11–40	1,5–5
Слабое – на большинстве участков выдела – единичные цветки, на отдельных местах довольно много цветков	2	41–80	5–10
Умеренное – местами имеется довольно много цветков, но на выделе преобладают участки с единичными цветками	3	81–150	10–20
Среднее – участки с обильным цветением занимают не менее половины площади выдела	4	151–300	20–40
Обильное – более половины площади выдела занимают участки с обильным цветением	5	301–600	40–80
Массовое – обильное и повсеместное цветение на всей площади выдела	6	Более 600	более 80

На основании полученных материалов выбирались перспективные выделы, на которых цветение клюквы было не менее 2 баллов. В выделах рандомизированно закладывали временные учетные площади, на которых производился подсчет цветков клюквы в круге Раункиера (0,1 м²) в 60-кратной повторности. Для геопозиционирования местоположения временных учетных площадок применяли GPS. Эти данные в оперативном порядке заносились в электронную базу геоданных ноутбука (программы *Microsoft Excel* и *MapInfo*). В результате была получена пространственная картина размещения перспективных на клюкву болотных выделов по всей территории модельного болота Неназванное.

В камеральный период работы вновь использовали цифровые снимки *Landsat 7*, как многоканальные, так и синтезированные в программе *Google Earth* со степенью разрешения 15–30 м. Эти материалы с помощью ГИС-технологий сопоставлялись с данными учетов количества цветков и плодов клюквы на постоянных площадях. С этой целью была создана база геоданных, в электронную таблицу которой были занесены количественные показатели цветения и плодоношения клюквы болотной в 2009 году (табл. 11).

Таблица 11

Фрагмент структуры базы геоданных цветения и плодоношения клюквы болотной в 2009 г. на болоте Неназванное

№ пробной площади	Среднее количество цветков, шт./м ²	Среднее количество ягод, шт./м ²	Средний коэффициент сохранности цветков	Масса одной ягоды, г	Прогнозная урожайность г/м ²	Фактическая урожайность, г/м ²
I (кочки)	57,4	29	0,50	0,34	7,6	9,9
I (мочажины)	28,6	12,2	0,43	0,31	3,8	3,8
II	421,8	121,1	0,29	0,51	69,5	61,9
III	118,6	50,5	0,43	0,51	23,5	25,8
IV	78,2	25,6	0,33	0,42	10,3	10,8
V	12,1	6,0	0,50	0,20	1,6	1,2
VI	142,7	28,8	0,20	0,46	23,5	13,3
VII	34,0	19,3	0,57	0,48	5,6	9,2

Анализ данных многолетних учетов урожайности клюквы на постоянных пробных площадях I (кочки и мочажины), II и III показал, что урожайность клюквы в текущем году была ниже средне-многолетней (табл. 12).

По результатам мониторинга цветения клюквы в различных выделах модельного болота, охватывающих весь спектр эколого-биологических условий этого вида, была составлена прогнозная электронная карта пространственного распределения биологической урожайности клюквы по территории модельного болота Неназванное (рис. 4).

Таблица 12

Динамика урожайности (в числителе, г/м²) и массы одной ягоды (в знаменателе, г) клюквы болотной на постоянных пробных площадях болота Неназванное в 2000–2009 годах

№ пробной площади	Годы										
	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Среднее по годам
I (кочки)	18,4	31,7	79,1	31,2	24,5	25,2	0,6	11,6	28,8	9,9	26,1
	0,46	0,43	0,47	0,38	0,41	0,42	0,27	0,39	0,35	0,34	0,39
I (мочажины)	0,3	2,9	11,3	4,6	6,3	10,1	0	3,5	11,8	3,8	5,5
	0,60	0,43	0,42	0,39	0,39	0,51	0,31	0,35	0,35	0,31	0,41
II	23	97,1	179,4	77,7	35,3	29,4	60,9	64,2	77,6	62,0	70,7
	0,54	0,60	0,50	0,47	0,57	0,56	0,49	0,49	0,44	0,51	0,52
III	56,2	47,9	127,9	97,4	28,0	71,4	15,5	122,6	22,7	25,8	61,5
	0,55	0,55	0,50	0,44	0,48	0,56	0,40	0,47	0,39	0,51	0,48
Среднее	24,5	44,9	99,4	52,7	23,5	34,0	19,2	50,5	35,2	25,4	40,9
	0,54	0,50	0,47	0,42	0,46	0,51	0,37	0,42	0,38	0,42	0,45

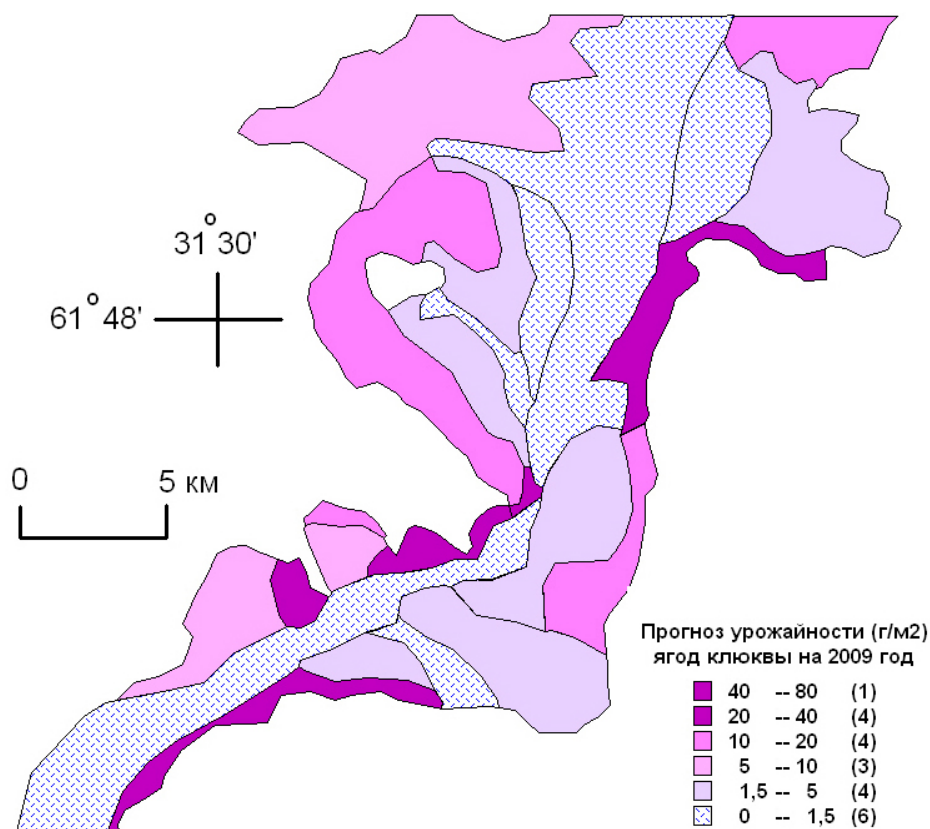


Рис. 4. Карта прогнозной урожайности ягод клюквы на болоте Неназванное в 2009 году

Прогноз урожайности (г/м²) клюквы по данным учета в 2009 году цветков клюквы в каждом выделе рассчитан по модифицированной нами расчетной формуле А. Ф. Черкасова (Черкасов и др., 1981):

$$U = 0,33Q \cdot m,$$

где U – прогнозируемый биологический урожай ягод клюквы, г/м²; 0,33 – средний коэффициент сохранности ее цветков; Q – среднее количество цветков клюквы, приходящееся на 1 м² пробной площади, заложенной в том или ином болотном выделе, и m – средняя масса одной ягоды (обычно 0,4–0,6 г) клюквы, собранной в границах изучаемого выдела.

Электронная карта урожайности ягод клюквы составлена на основе полевых учетов ее плодоношения на всех постоянных и временно заложенных пробных площадях (рис. 5). Градация урожайности ягод клюквы в легенде обеих карт соответствует баллам разработанной нами шкалы глазомерной оценки обилия ее цветения и урожайности, разработанной с целью охвата всей вариабельности ресурсоведческих показателей этого вида (табл. 10).

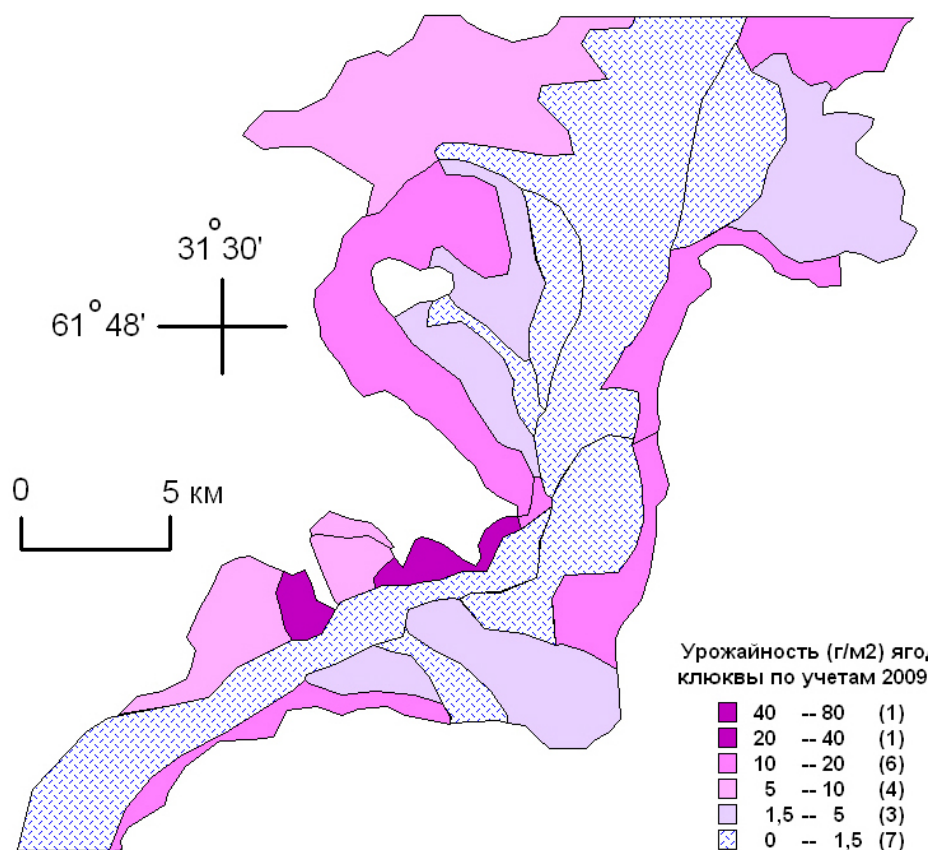


Рис. 5. Карта фактической урожайности ягод клюквы на болоте Неназванное в 2009 году

Анализ составленных карт позволяет сделать ряд важных выводов, имеющих методическое значение:

- 1) наглядно выявляется характер пространственного размещения наиболее продуктивных на клюкву болотных участков на модельном болоте, особенно тяготение их к его периферии,
- 2) достаточно достоверно оправдывается прогноз плодоношения клюквы по ее цветкам,
- 3) появляется перспектива создания прогнозных карт урожайности клюквы и на другие болота южной Карелии после 2–3 летного мониторинга ее плодоношения на постоянных и временных пробных площадях на основе использования ГИС-технологий.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Р. Н. Эколого-биологические особенности клюквы и ее продуктивность на болотах средней тайги. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2006. 128 с.

Антипин В. К., Дьячкова Т. Ю., Токарев П. Н. Природные особенности и биологические ресурсы болотных массивов национального парка «Водлозерский» // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1993. С. 141–153.

Антипин В. К., Токарев П. Н. Разработка методики составления электронных картографических баз данных растительных ресурсов болот Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. Сер: биогеография. Вып. 12. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 3–8.

- Антипин В. К., Токарев П. Н. Разработка методики электронного картирования растительных ресурсов болот Карелии // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера». Архангельск, 2007. С. 155–158.
- Антипин В. К., Токарев П. Н. Создание электронных оценочных карт ресурсов клюквы // Успехи современной биологии, 2009а. Т. 129. № 6. с. 588–597.
- Антипин В. К., Токарев П. Н. Электронное картирование ресурсов ягодных растений болот Карелии // Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны. Минск, 2009б. С. 85–88.
- Антипина Г. С. Урбанофлора Карелии. Петрозаводск, 2002. 200 с.
- Антипина Г. С., Венжик Ю. В., Тойвонен И. М. Конспект флоры сосудистых растений города Петрозаводска. Петрозаводск, 2001. 110 с.
- Антипина Г. С., Тойвонен И. М., Марковская Е. Ф., Еремеева В. В. Флора сосудистых растений города Петрозаводска // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 63–68.
- Антонова Р. Ф., Потахин С. Б. Сельскохозяйственное освоение и система расселения в пределах современной территории национального парка «Паанаярви» (ретроспективный аспект) // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б. Биология. Вып. 3. Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск, 2003. С. 164–170.
- Атлас Карельской АССР. М., 1989. 40 с.
- Атлас Карельской АССР. М.: ГУГК СССР, 1989. С. 14.
- Беляев И. М. Клюква обыкновенная (*Oxycoccus palustris* Pers.) // Зап. Ленинград. плодовоовощного ин-та. Л., 1938. Вып. 3. С. 125–181.
- Богдановская-Гиенэф И. Д. // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. II. М.-Л.: Академия наук СССР, 1946. С. 425
- Бойчук М. А. Бриофлора проектируемого национального парка «Калевальский» // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Финляндии. Петрозаводск, 1998. С. 118–132.
- Бойчук М. А. К флоре листостебельных мхов заповедника Костомукшский и окрестностей города Костомукши (Карелия) // Новости систематики низших растений. Т. 35. СПб, 2001. С. 217–229.
- Бойчук М. А. Листостебельные мхи лесоболотного стационара «Киндасово» (южная Карелия) // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Финляндии. Труды КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск, 2005. С. 146–154.
- Бойчук М. А. Листостебельные мхи // Материалы инвентаризации природных комплексов и природоохранная оценка территории «Чукозеро». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 48–51, 113–115.
- Бойчук М. А. Сравнение флоры листостебельных мхов некоторых охраняемых природных территорий Карелии // Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Труды КарНЦ РАН. Вып. 4. Петрозаводск, 2003. С. 30–36.
- Буш К. К., Аболин А. А. Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения // Вопросы гидролесомелиорации. Рига: Зинатне, 1968. С. 71–126.
- Волкова Л. А. Материалы к бриофлоре заповедника «Кивач» // Новости систематики низших растений. Л., 1981. Т. 18. С. 199–207.
- Волкова Л. А. О распространении некоторых мхов в Карелии // Новости систематики низших растений. Л., 1972. Т. 9. С. 349–354.
- Волкова Л. А., Максимов А. И. Список листостебельных мхов Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 57–91.
- Вомперский С. С., Сирин А. А., Цыганова О. П., Валяева Н. А., Майков Д. А. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Известия РАН. Сер. географическая, 2005, № 5, С. 39–50.
- Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. Сравнительный анализ локальных флор, расположенных вдоль финляндской границы // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финляндии: Тез. докл. междунар. конф., г. Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г. Петрозаводск, 1999. С. 16–17.
- Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. Сравнительный анализ локальных флор южной Карелии // Труды Карельского НЦ РАН. Вып. 4. Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск, 2003а. С. 19–29.
- Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. Сравнительный анализ локальных флор и флористическое районирование Карелии // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева / Материалы VI рабочего совещ. по сравнительной флористике (Сыктывкар, 2003). Сыктывкар, 2004. С. 63–69.
- Горчаковский П. Л., Пешкова Н. В. Проблема синантропизации естественного растительного покрова и ее освещение в работах польских ботаников // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 118–128.

- Грабовик С. И. Динамика растительного покрова болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа под влиянием осушения // Бот. журн., 1989. Т. 74. № 12. С. 1752–1768.
- Грабовик С. И. Постмелиоративная динамика биологической продуктивности мезотрофных травяно-сфаговых болот южной Карелии // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 670–681.
- Грабовик С. И. Постмелиоративная динамика растительности мезотрофных травяно-сфаговых болот южной Карелии // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Труды Карельского научного центра РАН, Петрозаводск. 2005. Т. 8. С. 155–162.
- Грабовик С. И., Ананьев В. А. Постмелиоративная динамика надземной фитомассы олиготрофных кочковато-мочажинных болот южной Карелии // Мелиорация, ведение лесного хозяйства и лесопользование: Материалы Всерос. совещ. 9–10 сентября 2006 г. С.-Петербург. СПб., 2006. С. 93–98.
- Громцев А. Н., Кравченко А. В., Курхинен Ю. П., Сазонов С. В. Динамика разнообразия лесных сообществ, флоры и фауны европейской тайги в естественных условиях и после антропогенных воздействий: опыт исследований и обобщения // Труды Карельского НЦ РАН. № 1. Петрозаводск, 2010. Биогеография. Вып. 10. С. 16–33.
- Гузлена А. Д. Изменения растительного покрова низинного болота Бейбежи под влиянием осушения и освоения // Уч. зап. Тарт. гос. ун-та. Тарту, 1963. Вып. 145 (7). С. 298–305.
- Дорогостайская Е. В. Антропофильная флора крайнего севера СССР // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 11. С. 1580–1587.
- Егошина Т. Л., Колупаева К. Г., Скрыбина А. А., Скопин А. Е. Ресурсы *Oxycoccus palustris* (Ericaceae) в Кировской области // Раст. ресурсы. 2005. Т. 41, вып. 4. С. 50–60.
- Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 156 с.
- Елина Г. А. Типы болот Шуйской равнины // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 5–19.
- Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.
- Елина Г. А., Лукашов А. Д., Токарев П. Н. Картографирование растительности и ландшафтов на временных срезах голоцена таежной зоны восточной Фенноскандии. СПб.: Наука, 2005. 112 с.
- Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. 242 с.
- Елина Г. А. Использование аэрофотосъемки и тематических карт для оценки продуктивности болотных ягодников // Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1975. С. 34–41.
- Елисеева В. М. К вопросу об изменении естественной растительности под влиянием осушения // Изв. Томск. отд. ВБО. Томск, 1964. Т. 5. С. 85–87.
- Заварзин А. А., Мучник Е. Э. Возможности применения глобальных категорий и критериев Красного списка Всемирного союза охраны природы на региональном уровне // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 105–118.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. М., 2003. Том. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. 608 с.
- Израэль Ю. А. Глобальная система наблюдений. Прогноз и оценка изменений состояния окружающей природной среды. Основы мониторинга // Метеорология и гидрология. 1974. № 7. С. 3–8.
- Клюква в Карелии / Юдина В. Ф., Вахрамеева З. М., Токарев П. Н., Максимова Т. А. Петрозаводск: Карелия, 1986. 204 с.
- Козловская Л. С., Медведева В. М., Пьявченко Н. И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л.: Наука, 1978. 172 с.
- Коросов А. В., Коросов А. А. Техника ведения ГИС: приложение в экологии: Учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. 186 с.
- Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск, 2007. 403 с.
- Кравченко А. В. Сосудистые растения национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 145–161.
- Кравченко А. В. Сосудистые растения северной части национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского НЦ РАН. Серия Б. Биология. Вып. 3. Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск, 2003. С. 38–46.
- Кравченко А. В. Флора горы Нуорунен и ее окрестностей // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 21–33.
- Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Каштанов М. В., Крышень А. М. Опыт мониторинга локальных флор Карелии // Экологический мониторинг лесных экосистем: Тез. докл. Всероссийского совещ., 6–10 сентября 1999 г., Петрозаводск. Петрозаводск, 1999. С. 84.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Антропогенная трансформация флоры в районах интенсивного лесопользования // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Материалы междунар. научно-практич. конф., Петрозаводск, 23–25 ноября 2004 г. Петрозаводск, 2004. С. 82–93.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Основные тенденции формирования флоры молодого таежного города (на примере г. Костомукши, Республика Карелия) // Труды Карельского НЦ РАН. Вып. 4. Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск, 2003. С. 59–74.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Кузнецов О. Л. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск, 2000. 76 с.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Значение охраняемых природных территорий приграничной полосы Карелии в сохранении разнообразия флоры // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003а. С. 82–91.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Изменения в списке сосудистых растений в новой редакции Красной книги Республики Карелия // Труды Карельского НЦ РАН. № 1. Сер. Биогеография. Вып. 8. Петрозаводск, 2009. С. 7–20.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Об инвазии сосудистых растений в Карелии // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Материалы междунар. конф., Апатиты, 31 августа–3 сентября 2004 г. Апатиты, 2004. Ч. 2. С. 64–66.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Особенности биогеографических провинций Карелии на основе анализа флоры сосудистых растений // Труды Карельского НЦ РАН. Серия Б. Биология. Вып. 2. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2001. С. 59–64.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Охраняемые сосудистые растения национального парка «Паанаярви» // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б. Биология. Вып. 3. Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск, 2003б. С. 30–37.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Сосудистые растения национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского НЦ РАН. Вып. 12. Сер.: Биогеография. Петрозаводск, 2008. С. 45–63.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Флористическая изученность Республики Карелия // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: Тез. докл. междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23–28 мая 2005 г.). СПб., 2005. С. 44–45.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Флористическое богатство национального парка «Паанаярви» // Научно-исследовательская работа на территории национального парка «Паанаярви»: школа-ВУЗ-Академия наук. Петрозаводск, 2000. С. 17–19.

Кравченко А. В., Рудковская О. А., Тимофеева В. В., Гнатюк Е. П. Сосудистые растения // Материалы инвентаризации природных комплексов и научное обоснование ландшафтного заказника «Сыроватка». Петрозаводск, 2003. С. 41–46.

Кравченко А. В., Сухов А. В. О новых для заповедника «Кивач» видах сосудистых растений // Труды Карельского НЦ РАН. Вып. 10. Природа государственного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2006. С. 52–53.

Кравченко А. В., Тимофеева В. В. Особенности флоры сосудистых растений архипелага Кузова // Культурное и природное наследие островов Белого моря. Петрозаводск, 2002. С. 79–92.

Кравченко А. В., Тимофеева В. В. Сосудистые растения // Скальные ландшафты Карельского побережья Белого моря: природные особенности, хозяйственное освоение, меры по сохранению. Петрозаводск, 2008. С. 69–92.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Красная книга Карелии. Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные. Петрозаводск, 1985. 182 с.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск, 2007. 368 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.

Куваев В. Б., Куваев А. В. Динамика урбанизируемой флоры окрестностей Знаменского (Москва-ближнее Подмосковье) за десятилетие 1997–2006 гг. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 2. С. 43–50.

Куваев В. Б., Шеглунова М. Л., Константинов Л. К. Флора окрестностей Знаменского. Опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизируемой флоры Подмосковья. М., 1992. 358 с.

Кузнецов О. Л. Анализ флоры болот Карелии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 153–167.

Кузнецов О. Л. Дополнения к флоре зоологического заказника «Кижский» // Флора и фауна охраняемых природных территорий Карелии. Петрозаводск, 1997. Вып. 1. С. 143–150.

Кузнецов О. Л. Редкие и охраняемые растения болот Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 34–39.

Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Труды Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 15–46.

- Кузнецов О. Л. Флора болот Карелии // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 7–35.
- Кузнецов О. Л. Флора и растительность Кижских шхер // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 92–107.
- Кузнецов О. Л., Саковец В. И. Результаты комплексных стационарных исследований экосистем болот и заболоченных лесов южной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 9. С. 119–129.
- Кузнецов О. Л., Антипин В. К., Грабовик С. И., Дьячкова Т. Ю., Токарев П. Н. Растительные ресурсы болот Карелии // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 195–2002.
- Кучеров И. Б., Дьячкова Т. Ю., Милевская С. Н. Ботанические исследования в заповеднике «Кивач»: состояние и перспективы // Охраняемые природные территории: Сборник трудов междунар. научно-практической конф. СПб., 1997. Ч. 2. С. 31–38.
- Кучеров И. Б., Кутенков С. А., Скороходова С. Б. Сосудистые растения заповедника «Кивач»: дополнения и уточнения к аннотированному списку видов // Труды государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 3. Петрозаводск, 2006. С. 156–159.
- Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Науменко Н. И., Сенников А. Н. О богатстве локальной флоры заповедника «Кивач» и пределах широтного распространения видов в Заонежской Карелии // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 119–150.
- Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Тихомиров А. А. Сосудистые растения заповедника «Кивач» // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 84. 112 с.
- Кучеров И. Б., Сенников А. Н. Новые уточнения и дополнения к флоре заповедника «Кивач» (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 44–45.
- Лаврова Н. Б. Флора и растительность позднеледниковья Карелии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с.
- Максимов А. И. Листостебельные мхи Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 84–107.
- Максимов А. И., Бойчук М. А., Максимова Т. А., Бакалин В. А. Биоразнообразие мохообразных проектируемых национальных парков «Койтайоки» (с ландшафтным заказником «Толвоярви»), «Тулос» и «Калевальский» // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия (оперативно-информационные материалы). Петрозаводск, 1998 б. С. 75–84.
- Максимов А. И., Волкова Л. А., Кукса И. В. Листостебельные мхи заповедника «Кивач» // Флористические исследования в Карелии. Вып. 2. Петрозаводск, 1995. С. 43–67.
- Максимов А. И., Кузнецов О. Л., Максимова Т. А. Флора мхов планируемого национального парка «Тулос» (Республика Карелия) // Новости систематики низших растений. Т. 43. С-Петербург-Москва: КМК. 2009. С. 362–376.
- Максимов А. И., Максимова Т. А. К флоре листостебельных мхов бывшего национального парка Хийсьярви и его окрестностей (Карелия) // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере. Материалы Международной конференции, Кировск, 26–30 августа 2006 г. Т. 1. Кировск, 2006. С. 116–119.
- Максимов А. И., Максимова Т. А. Листостебельные мхи // Природный комплекс горы Воттоваарва: особенности, современное состояние, сохранение. Петрозаводск, КарНЦ РАН. 2009. С. 73–81.
- Максимов А. И., Максимова Т. А. Листостебельные мхи // Скальные ландшафты Карельского побережья Белого моря: природные особенности, хозяйственное освоение, меры по сохранению. Петрозаводск, КарНЦ РАН. 2008. С. 93–99.
- Максимов А. И., Максимова Т. А., Бакалин В. А. К бриофлоре ландшафтного заказника «Толвоярви» и проектируемого национального парка «Койтайоки» // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998 а. С. 98–117.
- Максимов А. И., Максимова Т. А., Бойчук М. А. К бриофлоре болот заказника «Койву-Ламбасуо» // Флора и фауна охраняемых природных территорий Карелии. Вып. 1. Петрозаводск, 1997. С. 157–169.
- Максимов А. И., Максимова Т. А., Бойчук М. А. Листостебельные мхи // Развитие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск. 2003. С. 105–119.
- Максимов А. И. Дополнение к флоре листостебельных мхов национального парка «Паанаярви» // Труды КарНЦ РАН. Природа и экосистемы национального парка «Паанаярви». Серия Б. Биология. Вып. 3. Петрозаводск, 2003. С. 68–70.
- Максимов А. И., Золотов В. И. К флоре мхов национального парка «Паанаярви» (Республика Карелия) // Новости систематики низших растений. СПб., 2010. Т. 44 (в печати).

- Максимов А. И., Игнатова Е. А.. Новые находки мхов в Республике Карелия // *Arctoa*. 2009. 18. С. 250.
- Максимов А. И., Максимова Т. А. [Северное Приладожье] Листостебельные мхи // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья (оперативно-информационные материалы). Петрозаводск, 2000. С. 256–265.
- Максимов А. И., Максимова Т. А. Интересные и редкие виды листостебельных мхов Северного Приладожья // *Новости систематики низших растений*. Т. 35. СПб., 2001. С. 258–265.
- Максимов А. И., Максимова Т. А. Листостебельные мхи // *Материалы инвентаризации природных комплексов и научное обоснование ландшафтного заказника «Сыроватка»*. Петрозаводск, 2003. С. 46–50.
- Максимов А. И., Максимова Т. А. Распространение *Oligotrichum hercynicum* и *Pogonatum dentatum* (Polytrichaceae) в республике Карелия на фоне антропогенной трансформации экосистем // *Новости систематики низших растений*. СПб., 2007. Т. 41. С. 326–331.
- Максимов А. И., Максимова Т. А., Кучеров И. Б. Дополнения к флоре листостебельных мхов заповедника «Кивач» (Карелия) // *Бот. журн.* 2004. Т. 89. № 12. С. 1897–1901.
- Максимов А. И., Максимова Т. А., Кучеров И. Б. Дополнения к флоре листостебельных мхов заповедника «Кивач» (Карелия). III // *Новости систематики низших растений*. СПб., 2007. Т. 41. С. 331–334.
- Маслов А. А. Мониторинг биоразнообразия и процессов природной динамики в заповедных лесных участках: программа и итоги работ за 25 лет // *Структура и функции лесов европейской России*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 172–190.
- Маслов А. А. Природная динамика заповедных лесных сообществ в центре Русской равнины. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2004. 44 с.
- Медведева В. М. Формирование лесов на осушенных землях среднетаежной подзоны. Петрозаводск: Карелия, 1989. 168 с.
- Мониторинг биологического разнообразия лесов России. Методология и методы. М.: Наука, 2008а. 453 с.
- Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997.
- Мониторинг и оценка состояния растительного мира. Материалы международной научной конференции (Минск, 22–26 сентября 2009 г.). Минск: Право и экономика, 2008б. 459 с.
- Национальный парк «Паанаярви». Петрозаводск, 1991. 58 с.
- Нешатаев В. Ю. Изменение растительности травяно-сфагновых сосняков под влиянием осушения // *Бот. журн.* 1986. Т. 71. № 4. С. 429–440.
- Нешатаев В. Ю., Федорчук В. Н. Типы осушенных лесов и их происхождение // *Динамическая типология леса*. М.: Агропромиздат, 1989. С. 178–192.
- Ниценко А. А. Наблюдения над изменениями растительного покрова под влиянием осушения // *Бот. журн.* 1951. Т. 36. № 4. С. 349–355.
- Орлов Е. Д. Грунтовое водное питание на объектах лесосушения в Карелии. Л.: Наука, 1991. 164 с.
- Основные понятия и термины ботанического ресурсоведения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. 105 с.
- Паанаярвский национальный парк. Куусамо, 1993. 159 с.
- Павлов Д. С., Стриганова Б. Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // *Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 4–20.
- Платонов Г. М. Смена растительности болот под влиянием осушения // *Взаимоотношения леса и болота*. М.: Наука, 1967. С. 128–140.
- Потёмкин А. Д., Софронова Е. В. Печёночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.- Якутск: Бостон-Спектр, 2009. 368 с.
- Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.
- Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 400 с.
- Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.
- Ребристая О. В. *Minuartia* (L.) Hiern – Минуарция // *Арктическая флора СССР*. Л., 1971. Вып. VI. С. 57–70.
- Розанова М. А. Обзор литературы по родам: *Vaccinium* L. (брусника, черника, голубика) и *Oxycoccus* (Tourn.) Hill. (клюква) // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. Сер. 8. 1934. № 2. С. 121–172.
- Саковец В. И., Германова Н. И., Матюшкин В. А. Экологические аспекты гидролесомелиорации в Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. 155 с.
- Солоневич Н. Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков // *Растительность крайнего Севера СССР и ее освоение*. Вып. 2. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1956. С. 307–497.

- Тимофеева В. В., Кравченко А. В., Каштанов М. В., Рудковская О. А. Формирование, видовой состав и своеобразие флоры малых городов южной Карелии // Труды Карельского НЦ РАН. Вып. 4. Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск, 2003. С. 40–51, 252–264 (приложение).
- Тимошок Е. Е. Семенное размножение *Oxycoccus palustris* (Ericaceae) в Западной Сибири (Томская область) // Растит. ресурсы. 2007. Т. 43, вып. 3. С. 9–13.
- Тихомиров А. А. Растительность и флора заповедника «Кивач» // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 62–95.
- Тишков А. А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 309 с.
- Токарев Н. П. Изучение ресурсов клюквы // Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. М.: Наука, 1991. С. 72–84.
- Токарев П. Н. Влияние эколого-фитоценологических факторов на проективное покрытие и урожайность клюквы болотной // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 36–48.
- Токарев П. Н. Оценка вариативности основных ресурсоведческих показателей клюквы болотной на Сегежском болоте-казанике южной Карелии // Разнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1998а. С. 135–152.
- Токарев П. Н. Разработка методики дешифрирования на космоснимках основных типов болотных участков Карелии с использованием материалов наземных и дистанционных исследований на основе ГИС-технологий // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 8 Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. С. 65–78.
- Токарев П. Н. Разработка методики составления «Карты распределения болот Карелии» в системе регулярных квадратов 10х10 километров // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1998б. С. 132–134.
- Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористического исследования: понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русского Ботан. об-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111–124.
- Федорчук В. Н., Нешатаев В. Ю., Кузнецова М. Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб., 2005. 382 с.
- Филимонова Л. В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с.
- Флора европейской части СССР, т. V. Л.: Наука, 1981. 380 с.
- Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Труды Геоморфол. ин-та. Сер. физико-геогр. Вып. 4. Л., 1932 [1934]. 376 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Черкасов А. Ф., Буткус В. Ф., Горбунов А. Б. Клюква. М.: Лесная промышленность, 1981. 214 с.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 761–774.
- Юдина В. Ф., Максимова Т. А. Сезонное развитие растений болот. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 1993 168 с.
- Юдина В. Ф., Максимова Т. А. Динамика урожайности клюквы болотной в южной Карелии // Экология, 2005. № 4. С. 264–268.
- Юдина В. Ф., Максимова Т. А. Ритм развития и продуктивность клюквы болотной в южной Карелии // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 33–50.
- Юдина В. Ф., Холопцева Н. П., Либман Л. А. Полезные растения Карелии. Л., 1988. 277 с.
- Юрковская Т. К. Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии под влиянием осушения // Учен. зап. Тарт. ун-та. Тарту, 1963. Вып. 145 (7). С. 337–345.
- Юрковская Т. К., Елина Г. А. Восстановленная растительность Карелии на геоботанических и палеокартах. Петрозаводск, 2009. 136 с.
- Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69–83.
- Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, Вып. 4. С. 3–22.
- Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 47–66.
- Юрцев Б. А., Катенин Е. Е., Королева Т. И. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1–27.

- Юрцев Б. А. Камелин Р. В. Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 219–242.
- Ahokas H. The exported winter rye form evolved in co-cultivation with spring-sown seasonal crops in Finland where the slash-and-burn and *riihi* traditions selected against the rachis brittleness of the weedy rye. Helsinki, 2009. 153 p.
- Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their section in northwestern Europe // Ann. Bot. Fenn. 1968. Vol. 5. № 3. P. 169–211.
- Ala-Risku T. Hiisjärven alueen lettokasvillisuudesta Laatokan Karjalassa, Karjalan tasavalassa. Pro gradu-tutkielma. Helsingin yliopiston ekologian ja systematiikan laitos. Helsinki, 2002. 80 s.
- Andersson L. I., Hytteborn H. Bryophytes and decaying wood – a comparison between managed and natural forest // Holarctic Ecology. 1991. Vol. 14. N 2. P. 121–130.
- Atlas Florae Europaeae. Helsinki, 1972. Vol. 1. 121 p.
- Brandt A. Hiisjärven luonnonpuiston kasvillisuudesta // Silva Fenn. 1933. T. 32. 112 s.
- Brotherus V. F. Die Laubmoose Fennoskandias // Flora Fenn. 1923. Vol. 1. 635 s.
- Cajander A. K. Melan Suomen kasvio. Helsinki, 1906. X + 68 + 764 s.
- Enroth J. Naalinsammal Siuntiossa (U) // Lutukka. 2002. Vol. 18. P. 24–25.
- Fagersten R. New records of *Pogonatum dentatum* (Musc., Polytrichaceae) for Finland // Memor. Soc. Fauna Flora Fenn. 1977. Vol. 53, 2. P. 73–76.
- Frisvoll A. A., Prestø T. Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry // Ecography. 1997. Vol. 20. P. 3–18.
- Gnatjuk E., Kravchenko A., Kryshen A. Diversity of local floras along Finnish-Russian border // Biodiversity and conservation of boreal nature: Proc. of the 10 years anniversary symposium of the Nature Reserve Friendship / The Finnish Environment. T. 485. Vantaa, 2003. P. 145–150.
- Gustafsson L., Hallingbäck T. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in south-west Sweden // Biol. Conserv. 1988. Vol. 44. P. 283–300.
- Halonen P., Ulvinen T. The bryoflora of the Paanajarvi National Park // Oulanka Reports. 1996. Vol. 16. P. 23–32.
- Hassel K., Söderström L. Life history variation of *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. in contrasting habitats // J. Hattory Bot. Lab. 2003. N 93. P. 215–222.
- Hassel K., Söderström L. Spore germination in the laboratory and spore establishment in the field in *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. // Lindbergia. 1999. Vol. 24. P. 3–10.
- Hassel K., Söderström L. The presence of *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. in roadside diaspore banks in Sweden // Lindbergia. 1998. Vol. 23. P. 113–118.
- Heikinheimo O., Raatikainen M. Paikan ilmoittaminen Suomesta talletetuissa biologisissa aineistoissa (The recording of localities of biological finds in Finland) // Ann. Entomol. Fennici. 1971. T. 37. № 1a. P. 1–30.
- Heikkilä R., Lindholm T. Distribution and ecology of *Sphagnum molle* in eastern Fennoscandia // Ann. Bot. Fenn. 1988. Vol. 25. N 1. P. 11–19.
- Heikkilä U., Huttunen S., Kravchenko A. et al. Botanical hotspots in the northwest shore of Lake Ladoga // Norrlinia. 1999a. T. 7. P. 11–40.
- Heikkilä U., Uotila P., Kravchenko A. Threatened vascular plants on the northwestern shore of Lake Ladoga // Norrlinia. 1999b. T. 7. P. 41–68.
- Heikkinen L. Die *Alchemilla*-Flora der Provinz Kainuu (Ost-Finnland) unter besonderer Berücksichtigung der polemochoren Fernverbreitung der Arten // Memor. Soc. Fauna Flora Fenn. 1969. T. 45. S. 52–62.
- Hultén E. Atlas över växternas utbredning i Norden. (2-nd ed.). Stockholm, 1971. 56+531 s.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa, 2006. Vol. 15. 130 p.
- Isoviita P. Studies on *Sphagnum* L. II. Synopsis of the distribution in Finland and adjacent parts of Norway and the U. S. S. R. // Ann. Bot. Fenn. 1970. Vol. 7. N 2. P. 157–162.
- Kasvit muuttuvassa Metsäluonossa. Yuvaskyla, 2001. 384 s.
- Kravchenko A. V. List of vascular plants // Natural complexes, flora and fauna of the proposed Kalevala National Park / The Finnish Environment. Helsinki, 2002. T. 577. P. 53–56.
- Kravchenko A. V. Vanishing of vascular plants in Karelia: myths and reality // Biodiversity and conservation of boreal nature: Proc. of the 10 years anniversary symposium of the Nature Reserve Friendship / The Finnish Environment. Vantaa, 2003. T. 485. P. 150–154.
- Kravchenko A. V. Vascular plants of the Kostomuksha Nature Reserve // Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship / The Finnish Environment. Helsinki, 1997. T. 124. P. 87–98.
- Kravchenko A., Bakalin V., Fadeeva M. et al. Biodiversity of vascular plants, lichen and hepatic flora of the old growth forests in the Green belt of Russian Karelia // Biodiversity of old-growth forests and its conservation in northwest Russia / Regional Environmental Publications. Oulu, 2000. № 158. P. 7–64.

- Kuznetsov O., Boychuk M., Dyachkova T. Mire ecosystems and bryoflora of the proposed Kalevala National Park // Biodiversity and conservation of boreal nature: Proc. of the 10 years anniversary symposium of the Nature Reserve Friendship / The Finnish Environment. Vantaa, 2003. T. 485. P. 65–102.
- Laine J., Vasander H., Laiho R. Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland // J. Applied Ecology. 1995. N 32. P. 785–802.
- Lappalainen E., Hanninen P. Suomen turvevarat. Summary: The peat reserves of Finland // Geological Survey of Finland. Report of Investigation. 1993. Vol. 117. 118 p.
- Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in der Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Allgemeiner Teil // Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 1916. T. 45. N 1. 424 s. II. Spezieller Teil // Ibid. 1921. T. 45. N 2. 491 s.
- Lounamaa J. Untersuchungen über die eutrophen Moore des Tulemajärvi-Gebiets im sudwestlichen Ostkarelien, KaSSR // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1961. T. 32. N 3. 63 s.
- Lounamaa K. J. Zur Kenntniss der Flora und Vegetation des Moore des Säämajärvi Gebites in Onega-Karelien ASSR // Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1963. T. 18. N 1. S. 14–40.
- Maksimov A. I., Potemkin A. D., Hokkanen T. J., Maksimova T. A. Bryophytes of mature spruce forests of Landscape Reserve Tolvajärvi // Biological basis of the study, management and protection of flora, fauna and the soil cover in Eastern Fennoscandia: Abstracts, presented to the International conference and Scientific session of the Department of General biology of Russian Academy of Science (September 6–10, 1999, Petrozavodsk). Petrozavodsk, 1999. P. 63.
- Mannerkorpi P. Uhtuan taistelurintamalle saapuneista tulokaskasveista // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1944. T. 20. N 5. S. 39–51.
- Monitoring of threatened vascular plants in Estonia and Finland – methods and experiences // The Finnish Environment. 2003. T. 659. 122 p.
- Pankakoski A. Ecologiskasvistollisia tutkimuksia Hiisjärven luonnonpuistossa // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1939. T. 10. N 3. 154 s.
- Pesola V. A. Das Auftreten der Waldpflanzen auf verschieden kalkhaltiger Unterlage in Ladoga- und Grenz-Karelien // Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1955. T. 9. S. 235–245.
- Pesola V. A. Kalsiumkarbonaatti kasvimaantieteellisenä tekijänä Suomessa // Annal. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1928. T. 9. N 1. 246 s.
- Piirainen M. Wartime studies on the flora in the Porajärvi – Paatene Area, Russian Karelia by the late Jorma Soveri // Norrlinia. 1994. Vol. 5. 90 p.
- Putkilokasvien uhanalaisuuden arvionti – lajikohtaisen perustelut // Suomen ympäristö. Helsinki, 2002. N 593. 194 s.
- Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.
- Sarasto J. Metsan kasvattamiseksi ojiteujen soiden aluskasvillisuuden rakenteesta ja kehityksestä Suomen eteläpuoliskossa // Acta Forest. Fenn. 1957. Vol. 65. N 7. 108 p.
- Söderström L. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and managed forest stand in northeast Sweden // Biol. Conserv. 1988. Vol. 45. 169–178 p.
- Söderström L. (ed.) Preliminary distribution maps of bryophytes in northwestern Europe. 3. Musci (J–Z) // Mossornas Vännar. Trondheim. 1998. 69 p.
- Söyrinki N. Kasvistosta Oulankajoen-Pääjärven alueella Kieretin Karjalassa // Annal. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1956. T. 27. N 2. 118 s.
- Tuomikoski R. Hiisjärven luonnonpuiston sammalkasvio // Acta Soc. Fauna Flora Fennica. 1935. T. 58. N 1. 26 s.
- Uhanalaiset kasvimme. Helsinki, 1997. 335 s.
- Vaarama A. A find of *Pogonatum capillare* (Michx.) Brid. in southern Finland and reflections on its bryogeographical significance // Aquilo. Ser. Bot. 1967. Vol. 6. P. 209–218.
- Vasari Y. Finnish botanical studies within the Paanajärvi National Park before 1944 // Oulanka Reports. 1998. T. 19. P. 5–9.
- Vuorela I., Saaaristo M., Lempiäinen T. Stone Age to recent land-use history at Pegrema, northern Lake Onega, Russian Karelia // Veget. Hist. Archaeobot. 2001. Vol. 10. P. 121–138.
- Wahlberg H. The collections of threatened bryophytes from Ladoga Karelia in Finnish Herbaria // Arctoa. 1998. Vol. 7. P. 37–44.
- Wainio E. A. Kasvistonsuhteista Pohjais-Suomen ja Venäjän-Karjalan rajaseuduilla // Medd. Soc. Fauna Flora Fenn. 1878. T. 4. 161 + LVIII s.

Глава 2. ЛУГОВЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ

2.1. МОНИТОРИНГ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛУГОВ

Мониторинг луговой растительности, является одним из важных аспектов исследования лугов. Данный тип сообществ характеризуется высоким видовым богатством и высокой динамичностью. Доминанты, а с ними и вся структура лугового сообщества, могут сменяться не только в разные годы, но и в течение одного сезона. В связи с этим даже вопрос классификации растительности лугов неизбежно выливается в вопрос долговременных наблюдений над ними. Исследования же динамики лугов просто невозможны без длительного наблюдения на опытных площадях (Куркин, 1976).

В Карелии такие исследования проводились на базе стационаров Карельского филиала АН СССР. Многолетние работы были осуществлены также на базе Вороновского стационара в Кондопожском районе, которые были прекращены в 1975 году. Часть их результатов легла в основу монографии В. А. Зайковой «Динамика луговых сообществ» (Зайкова, 1980), часть же осталась неопубликованной. Имеются разные уровни и направления мониторинга растительного покрова. В отношении луговых сообществ Карелии в данной работе рассмотрены результаты по следующим аспектам.

Мониторинг парциальной флоры лугов Карелии. Исследования лугов Карелии проводятся уже более века практически во всех районах. И к настоящему времени выявлены определённые изменения, произошедшие с видовым разнообразием лугов даже на материалах работ, изначально не ставивших мониторинг в своих задачах. Так любопытные результаты можно получить, сравнивая сегодняшние данные с таковыми М. Л. Раменской, собранными в 1947–1954 годах и опубликованными в монографии «Луговая растительность Карелии» (Раменская, 1958).

Состав флоры суходольных лугов Карелии приведен в таблице 1. В списках, соответствующих современной ситуации использованы наши оригинальные данные, а также результаты А. В. Кравченко по лугам заповедника «Кивач» (Кравченко, Сухов, 2007). Общее число видов и подвидов сосудистых растений изменилось довольно значительно. Согласно материалам М. Л. Раменской объединённая парциальная флора лугов Карелии включала 304 вида сосудистых растений. Однако следует учитывать, что М. Л. Раменская понимала луга очень широко, включая в состав луговых формаций и такие, которые следует рассматривать, как болотные или гигрофитные, и даже гидрофитные сообщества, не являющиеся лугами в классическом понимании (Шенников, 1938). В результате в список флоры лугов попало много видов, которые в силу своей экологии не могут рассматриваться, как луговые. Из общего списка М. Л. Раменской мы элиминировали гидрофитные и гигрофитные виды, микровиды манжеток (*Alchemilla vulgaris* L. s. l.) и ястребинок (*Hieracium* spp.), а также виды, произрастание которых в Карелии не подтверждено гербарными сборами (центральноевропейские *Ranunculus alemannii* Br.-Bl. и *Ranunculus megacarpus* Koch). Таким образом, в списке парциальной флоры (объединенной ценофлоры) суходольных лугов на середину XX века остаётся 242 вида из 304, относящихся к самым разнообразным экологическим группам.

В 2002–2008 годах нами на суходольных лугах было отмечено 359 видов и подвидов сосудистых растений (табл. 1). 211 видов из этих списков совпадают, таким образом, сходство составляет 70,2 % по коэффициенту Сьёренсена, что является достаточно высоким показателем. М. Л. Раменская отмечала, что 164 из 304 видов в её списке являются практически случайными для лугов, так что изменения во флоре лугов республики можно считать незначительными, как с количественной, так и с качественной стороны.

Основное изменение во флоре лугов связано с появлением на них значительного числа сегетальных и рудеральных видов. У М. Л. Раменской сорное мезофильное разнотравье выделено в отдельную группу, включающую 19 видов, 18 из которых отмечены ей, как «постоянные виды». К нашему времени к этому списку добавился целый ряд видов: *Fumaria officinalis*, *Galeopsis bifida*, *Galeopsis speciosa*, *Lamium album*, *Potentilla intermedia*, *Viola arvensis* и др. Данное изменение можно признать вполне направленным в связи с изменением формационной структуры луговой растительности Карелии. За прошедшие полвека были заброшены многие сенокосы и пастбища, чья растительность относилась к формациям *Nardeta strictae*, *Festuceta ovinae*, *Deschampsieteta cespitosae* и некоторым другим. С другой стороны, в тот же самое время наблюдался процесс образования высокопродуктивных лугов залежного происхождения на месте заброшенных полей или сеяных лугов.

Таким образом, в видовых фондах лугов начали фигурировать в массе полевые виды, ранее в составе луговой флоры не встречавшиеся или встречавшиеся гораздо реже.

Т а б л и ц а 1

Парциальная флора суходольных лугов Карелии в середине прошлого века (по Раменская, 1958) и в начале XXI века (наши данные). Ряд видов приведен sensu lato
(здесь и далее незаполненная ячейка – вид отсутствует)

Вид	Середина XX века	Настоящее время
<i>Achillea millefolium</i> L.	+	+
<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy		+
<i>Aconitum septentrionale</i> Kölle	+	+
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	+	+
<i>Agrostis canina</i> L.	+	+
<i>Agrostis capillaris</i> L.	+	+
<i>Agrostis gigantea</i> Roth.	+	+
<i>Agrostis stolonifera</i> L.		+
<i>Ajuga reptans</i> L.	+	+
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	+	+
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+
<i>Allium oleraceum</i> L.		+
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.		+
<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.		+
<i>Alopecurus geniculatus</i> L.		+
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	+	+
<i>Alsine media</i> L.		+
<i>Androsace filiformis</i> Retz.		+
<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	+	+
<i>Anthemis tinctoria</i> L.		+
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. s. l.	+	+
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	+	+
<i>Aquilegia vulgaris</i> L.		+
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.		+
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	+	
<i>Armoracia rusticana</i> (Lam.) Gaertn.		+
<i>Artemisia vulgaris</i> L.		+
<i>Asarum europaeum</i> L.	+	
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth.		+
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej.	+	+
<i>Barbarea arquata</i> (Opiz ex J. Presl & C. Presl) Reichenb.	+	+
<i>Barbarea stricta</i> Andr.		+
<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	+	+
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) Gray	+	+
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	+	+
<i>Botrychium multifidum</i> (S. G. Gmel.) Rupr.	+	+
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. Beauv.		+
<i>Briza media</i> L.	+	+
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	+	+
<i>Bunias orientalis</i> L.		+
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.	+	+
<i>Calamagrostis canescens</i> (F. H. Wigg.) Roth	+	+
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.	+	+
<i>Calamagrostis langsdorfii</i> (Link) Trin.	+	
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn, B. Mey. & Schreb.	+	+
<i>Calamagrostis phragmitoides</i> C. Hartm		+
<i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtner		+
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull.	+	+
<i>Caltha palustris</i> L.	+	+
<i>Campanula glomerata</i> L.	+	+
<i>Campanula patula</i> L.	+	+

Продолжение табл. 1

Вид	Середина XX века	Настоящее время
<i>Campanula persicifolia</i> L.		+
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	+	+
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	+	+
<i>Campanula trachelium</i> L.		+
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.		+
<i>Cardamine amara</i> L.	+	+
<i>Cardamine dentata</i> Schult.		+
<i>Cardamine pratensis</i> L.	+	
<i>Carduus crispus</i> L.		+
<i>Carex acuta</i> L.	+	+
<i>Carex appropinquata</i> Schum	+	
<i>Carex brunnescens</i> (Pers.) Poir.		+
<i>Carex canescens</i> L.	+	+
<i>Carex capillaris</i> L.	+	+
<i>Carex cespitosa</i> L.	+	+
<i>Carex contigua</i> Hoppe		+
<i>Carex diandra</i> Schrank	+	+
<i>Carex digitata</i> L.		+
<i>Carex dioica</i> L.	+	+
<i>Carex echinata</i> Murr.		+
<i>Carex elongata</i> L.	+	+
<i>Carex ericetorum</i> Poll.	+	+
<i>Carex flava</i> L.	+	+
<i>Carex heleonastes</i> Ehrh.	+	
<i>Carex hirta</i> L.		+
<i>Carex juncella</i> (Fries.) Th. Fries.		+
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	+	+
<i>Carex leporina</i> L.	+	+
<i>Carex muricata</i> L.	+	+
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	+	+
<i>Carex pallescens</i> L.	+	+
<i>Carex panicea</i> L.	+	+
<i>Carex paupercula</i> Michx.		+
<i>Carex rhynchophylla</i> C. A. Mey		+
<i>Carex rostrata</i> Stokes		+
<i>Carex vaginata</i> Tausch	+	+
<i>Carex vesicaria</i> L.		+
<i>Carum carvi</i> L.	+	+
<i>Centaurea jacea</i> L.	+	+
<i>Centaurea phrygia</i> L.	+	+
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	+	+
<i>Cerastium arvense</i> L.		+
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	+	+
<i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.		+
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	+	+
<i>Chenopodium album</i> L. s. l.		+
<i>Chrysaspis aurea</i> (Poll.) Grene	+	+
<i>Chrysaspis spadicea</i> (L.) Grene	+	+
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.		+
<i>Cichorium intybus</i> L.		+
<i>Cicuta virosa</i> L.	+	+
<i>Circaea alpina</i> L.		+
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	+	+
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	+	+
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	+	+
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess.	+	+
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.		+
<i>Clinopodium vulgare</i> L.		+

Продолжение табл. 1

Вид	Середина XX века	Настоящее время
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	+	+
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.	+	+
<i>Comarum palustre</i> L.	+	+
<i>Convallaria majalis</i> L.	+	+
<i>Convolvulus arvensis</i> L.		+
<i>Crepis biennis</i> L.	+	
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench.	+	+
<i>Crepis tectorum</i> L.	+	
<i>Cuscuta europaea</i> L.		+
<i>Cynosurus cristatus</i> L.		+
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+	+
<i>Dactylorhiza fauchsi</i> (Druce) Soó		+
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó		+
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	+	+
<i>Delphinium elatum</i> L.		+
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+
<i>Dianthus barbatus</i> L.		+
<i>Dianthus deltoides</i> L.	+	+
<i>Dianthus superbus</i> L.	+	
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs		+
<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray		+
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl.) Fr.-Jenk & Jermy.		+
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott.		+
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem.&Schult.	+	+
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.		+
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	+	+
<i>Empetrum nigrum</i> L. s. l.		+
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.		+
<i>Epilobium montanum</i> L.	+	+
<i>Epilobium palustre</i> L.	+	+
<i>Equisetum arvense</i> L.	+	+
<i>Equisetum palustre</i> L.	+	+
<i>Equisetum pratense</i> L.	+	+
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	+	+
<i>Erigeron acris</i> L.	+	+
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.		+
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe		+
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.		+
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.		+
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. & Kit.		+
<i>Euphrasia officinalis</i> L. s. l.	+	+
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve		+
<i>Festuca ovina</i> L.	+	+
<i>Festuca rubra</i> L. s. l.	+	+
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+	+
<i>Fragaria vesca</i> L.	+	+
<i>Fragaria x ananassa</i> (Weston) Loisel et al.		+
<i>Fumaria officinalis</i> L.		+
<i>Gagea minima</i> (L.) Ker-Gawl.		+
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.		+
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.		+
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.		+
<i>Galium album</i> Mill.	+	+
<i>Galium boreale</i> L.	+	+
<i>Galium palustre</i> L.	+	+
<i>Galium triflorum</i> Michaux.		+
<i>Galium uliginosum</i> L.	+	+
<i>Gentiana pneumonanthe</i> L.		+

Продолжение табл. 1

Вид	Середина XX века	Настоящее время
<i>Gentianella amarella</i> (L.) Börner s. l.	+	+
<i>Geranium pratense</i> L.	+	+
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	+	+
<i>Geum rivale</i> L.	+	+
<i>Geum urbanum</i> L.		+
<i>Glechoma hederacea</i> L.	+	+
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	+	+
<i>Glyceria notata</i> Chevall.	+	+
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	+	
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	+	+
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.		+
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.		+
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	+	+
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	+	+
<i>Hierocloë arctica</i> C. Presl	+	+
<i>Humulus lupulus</i> L.		+
<i>Hylebia nemorum</i> (L.) Fourr.		+
<i>Hylotelephium triphyllum</i> (Haw.) Holub.		+
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	+	+
<i>Impatiens noli-tagere</i> L.		+
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix		+
<i>Juncus articulatus</i> L.	+	
<i>Juncus bufonius</i> L.		+
<i>Juncus compressus</i> Jacq.		+
<i>Juncus conglomeratus</i> L.	+	+
<i>Juncus effusus</i> L.	+	+
<i>Juncus filiformis</i> L.	+	+
<i>Kadenia dubia</i> (Schkuhr) Lavrova & V. Tichomirov	+	
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	+	+
<i>Lactuca sibirica</i> (L.) Bernh. Ex. Maxim.		+
<i>Lamium album</i> L.		+
<i>Lathyrus palustris</i> L.	+	+
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.		+
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+	+
<i>Lathyrus sylvestris</i> L.		+
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	+	
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	+	+
<i>Leontodon hispidus</i> L.	+	+
<i>Lepidotheca suaveolens</i> (Pursh.) Nutt.		+
<i>Leucanthemum ircutianum</i> Turcz. Ex DC	+	+
<i>Limosella aquatica</i> L.		+
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	+	+
<i>Linum catharticum</i> L.		+
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	+	+
<i>Lotus corniculatus</i> L.		+
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.		+
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.	+	+
<i>Luzula pallescens</i> (Wahl.) Bess.	+	+
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	+	+
<i>Lycopodium annotinum</i> L.		+
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	+	+
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	+
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	+	+
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.		+
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	+	+
<i>Melampyrum pratense</i> L.	+	+
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	+	+
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garke.	+	+

Продолжение табл. 1

Вид	Середина XX века	Настоящее время
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.		+
<i>Melica nutans</i> L.	+	+
<i>Mentha arvensis</i> L.	+	+
<i>Milium effusum</i> L.	+	+
<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl.	+	
<i>Moehringia trinerva</i> (L.) Clairv.		+
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	+	+
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray		+
<i>Montia fontana</i> L.	+	
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill		+
<i>Myosotis cespitosa</i> K. F. Schultz.	+	+
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	+	+
<i>Myosotis stricta</i> Link ex. Roem. & Schult.	+	+
<i>Myosurus minimus</i> L.		+
<i>Nardus stricta</i> L.	+	+
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	+	+
<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.	+	+
<i>Odontites vulgaris</i> Moench.	+	+
<i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Sch. Bip. & F. Schultz	+	+
<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	+	+
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House		+
<i>Oxalis acetosella</i> L.	+	+
<i>Paris quadrifolius</i> L.	+	+
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	+
<i>Pedicularis palustris</i> L.	+	+
<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i> L.	+	
<i>Peplis portula</i> L.		+
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbre	+	
<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach.		+
<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) S. F. Gray		+
<i>Persicaria minor</i> (Huds.) Opiz		+
<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fries		+
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert.	+	+
<i>Phleum pratense</i> L. s. l.	+	+
<i>Picris hieracioides</i> L.	+	+
<i>Pilosella caespitosa</i> (Dumort.) P. D. Sell et C. West s. l.	+	+
<i>Pilosella officinarum</i> F. W. Schultz et Sch. Bip.	+	+
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	+	+
<i>Pinguicula vulgaris</i> L.	+	
<i>Plantago lanceolata</i> L.	+	+
<i>Plantago major</i> L.	+	+
<i>Plantago media</i> L.	+	+
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.		+
<i>Poa alpina</i> L.	+	
<i>Poa angustifolia</i> L.		+
<i>Poa annua</i> L.	+	+
<i>Poa nemoralis</i> L.		+
<i>Poa palustris</i> L.	+	+
<i>Poa pratensis</i> L.	+	+
<i>Poa trivialis</i> L.	+	+
<i>Polemonium caeruleum</i> L.		+
<i>Polygala amarella</i> Crantz	+	+
<i>Polygala vulgaris</i> L.		+
<i>Polygonum aviculare</i> L. s. l.	+	+
<i>Potentilla anserina</i> L.	+	+
<i>Potentilla argentea</i> L.	+	+
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	+	+
<i>Potentilla goldbachii</i> Rupr.		+

Продолжение табл. 1

Вид	Середина XX века	Настоящее время
<i>Potentilla intermedia</i> L.		+
<i>Potentilla norvegica</i> L.		+
<i>Primula elatior</i> (L.) Hill.		+
<i>Prunella vulgaris</i> L.	+	+
<i>Pseudolysimachion longifolium</i> (L.) Opiz	+	+
<i>Ptarmica cartilaginea</i> (Ledeb. Ex. Reichenb.) Ledeb.		+
<i>Ptarmica vulgaris</i> Blakw.	+	+
<i>Pteridium latiusculum</i> (Desv.) Hieron. ex Fries		+
<i>Pyrola media</i> Sw.		+
<i>Pyrola minor</i> L.	+	+
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+	+
<i>Ranunculus acris</i> L.	+	+
<i>Ranunculus auricomus</i> L. s. l.	+	+
<i>Ranunculus cassubicus</i> L. s. l.	+	+
<i>Ranunculus fallax</i> (Wimm.&Grab.) Sloboda s. l.	+	+
<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.	+	+
<i>Ranunculus repens</i> L.	+	+
<i>Ranunculus reptans</i> L.	+	
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	+	
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.		+
<i>Rhinanthus minor</i> L.	+	+
<i>Rhinanthus serotinus</i> (Schonh.) Oborny	+	+
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	+	+
<i>Rubus arcticus</i> L.	+	+
<i>Rubus saxatilis</i> L.	+	+
<i>Rumex acetosa</i> L.	+	+
<i>Rumex acetosella</i> L.	+	+
<i>Rumex aquaticus</i> L.	+	+
<i>Rumex confertus</i> Willd.		+
<i>Rumex crispus</i> L.		+
<i>Rumex longifolius</i> DC.	+	+
<i>Rumex obtusifolius</i> L. s. l.		+
<i>Rumex pseudonatronatus</i> Borbás		+
<i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh.	+	+
<i>Sagina procumbens</i> L.		+
<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	+	
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.		+
<i>Schedonorus pratensis</i> (Huds.) P. Beauv.	+	+
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	+	+
<i>Scleranthus annuus</i> L.		+
<i>Scrophularia nodosa</i> L.		+
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+
<i>Sedum acre</i> L.		+
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) Link.	+	
<i>Sium latifolium</i> L.	+	
<i>Solidago virgaurea</i> L.	+	+
<i>Sonchus arvensis</i> L.	+	+
<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. Presl & C. Presl.		+
<i>Stachys palustris</i> L.		+
<i>Stachys sylvatica</i> L.	+	
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	+	
<i>Stellaria fennica</i> (Murb.) Perf		+
<i>Stellaria graminea</i> L.	+	+
<i>Stellaria hebecalyx</i> Fenzl.		+
<i>Stellaria holostea</i> L.	+	
<i>Stellaria longifolia</i> Willd.		+
<i>Stellaria palustris</i> Retz.	+	+
<i>Succisa pratensis</i> Moench	+	

Окончание табл. 1

Вид	Середина XX века	Настоящее время
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	+	+
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. S. l.	+	+
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.		+
<i>Thalictrum flavum</i> L.	+	+
<i>Thalictrum lucidum</i> L.	+	+
<i>Thlaspi arvense</i> L.		+
<i>Thlaspi caerulescens</i> J. Presl & C. Presl		+
<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.	+	+
<i>Tragopogon pratensis</i> L.		+
<i>Trientalis europaea</i> L.	+	+
<i>Trifolium medium</i> L.	+	+
<i>Trifolium pratense</i> L.	+	+
<i>Trifolium repens</i> L.	+	+
<i>Trifolium sativum</i> (Schreb.) Crome		+
<i>Trifolium hybridum</i> L.	+	+
<i>Triglochin palustris</i> L.	+	
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.		+
<i>Trisetum flavescens</i> Beauv.		+
<i>Trollius europaeus</i> L.	+	+
<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh.	+	+
<i>Turritis glabra</i> L.		+
<i>Tussilago farfara</i> L.		+
<i>Urtica dioica</i> L.		+
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.		+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	+	+
<i>Valeriana officinalis</i> L.	+	
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	+	
<i>Verbascum nigrum</i> L.		+
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+	+
<i>Veronica officinalis</i> L.	+	+
<i>Veronica scutellata</i> L.	+	+
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	+	+
<i>Veronica verna</i> L.		+
<i>Vicia cracca</i> L.	+	+
<i>Vicia \squareirsute</i> L. F. Gray		+
<i>Vicia sepium</i> L.	+	+
<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreber		+
<i>Vicia sylvatica</i> L.		+
<i>Viola arvensis</i> Murray		+
<i>Viola epipsila</i> Ledeb.	+	+
<i>Viola mirabilis</i> L.	+	+
<i>Viola nemoralis</i> Kütz.	+	+
<i>Viola palustris</i> L.	+	+
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.		+
<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie		+
<i>Viola tricolor</i> L.	+	+
<i>Viscaria viscosa</i> (Scop.) Aschers.	+	+
Всего видов	242	359
	380	

Несколько более редким случаем являются виды, расширившие с середины XX века свой ареал. В современной флоре лугов Карелии можно найти ряд таких растений. Это ярутка альпийская (*Thlaspi caerulescens*), расселившаяся из Финляндии на восток во время и после Второй мировой войны, и сейчас достаточно часто встречающаяся на лугах Приладожья, Пряжинского района и Занонежья, овсяница тростниковидная (*Schenodorus arundinaceus*), применявшаяся в сеяных травосмесях, и широко натурализовавшаяся в южных районах республики, а также лапчатка Гольдбаха

(*Potentilla goldbachii*), расселившаяся в середине прошлого века по зоне средней тайги, и к настоящему времени достаточно часто встречающаяся в Приладожье, Пряжинском и Кондопожском районах, а также другие адвентивные виды (*Carex hirta* L., беглецы из культуры *Lupinus polyphyllus*, *Fragaria x ananassa* и др.).

При этом процессы, идущие на отдельно взятых лугах могут различаться по своему ходу, и, как следствие, по результатам. Любопытный материал по парциальным флорам лугов Северного Приладожья начала XX века оставил финский ботаник Каарло Линкола, опубликовавший двухтомную монографию, являющуюся ценным сравнительным материалом (Linkola, 1916, 1921).

В нашем распоряжении имеются данные по современным парциальным флорам луговых выделов Леппяля и Ялонваара в Суоярвском районе (табл. 2). Оба выдела сильно различались и в 1914–1915 гг., когда их посетил К. Линкола, и в наше время. Разной была их судьба и в течение XX века. Тем интереснее сравнивать не только их нынешнее состояние с прошлым, но и оба луга между собой (табл. 2).

Таблица 2

Изменение парциальных флор луговых выделов Ялонваара и Леппяля с начала XX века (Linkola, 1916) до наших дней (собственные данные). Микровиды манжеток сведены в один вид *Alchemilla vulgaris* L. sensu lato

	Ялонваара		Леппяля	
	1914–15	2009	1914	2004
<i>Achillea millefolium</i> L.	+	+	+	+
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	+	+		+
<i>Agrostemma githago</i> L.	+			
<i>Agrostis capillaris</i> L.	+	+	+	+
<i>Ajuga reptans</i> L.				+
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	+	+	+	+
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench		+		+
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	+	+	+	+
<i>Alsine media</i> L.	+		+	
<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	+		+	+
<i>Anthemis tinctoria</i> L.	+			
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	+		+	+
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	+	+	+	+
<i>Aperaspica-venti</i> (L.) P. Beauv.	+		+	
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	+			
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	+	+		
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	+			
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	+	+		
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej.				+
<i>Barbarea arquata</i> (Opiz ex J. Presl & C. Presl) Reichenb.	+			
<i>Barbarea stricta</i> Andr.	+			
<i>Betula pendula</i> Roth.		+		+
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		+		+
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) Gray	+			
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	+		+	+
<i>Brassica rapa</i> L.	+			
<i>Briza media</i> L.				+
<i>Buglossoides arvensis</i> (L.) Johnst.	+			
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	+		+	+
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull.				+
<i>Campanula glomerata</i> L.	+	+	+	+
<i>Campanula patula</i> L.	+	+	+	+
<i>Campanula persicifolia</i> L.	+			
<i>Campanula rapunculoides</i> L.		+		
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	+	+	+	+
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	+		+	+
<i>Carex brunnescens</i> (Pers.) Poir.	+			

Продолжение табл. 2

	Ялонваара		Леппяля	
	1914–15	2009	1914	2004
<i>Carex juncella</i> (Fries.) Th. Fries.				+
<i>Carex leporina</i> L.	+		+	+
<i>Carex pallescens</i> L.			+	+
<i>Carum carvi</i> L.	+		+	
<i>Centaurea jacea</i> L.			+	+
<i>Centaurea phrygia</i> L.	+	+	+	+
<i>Centaures scabioisa</i> L.	+			
<i>Cerastium arvense</i> L.	+			
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	+		+	+
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	+	+	+	+
<i>Chenopodium album</i> L. s. l.	+	+	+	
<i>Chrysaspis aurea</i> (Poll.) Grene	+			
<i>Chrysaspis spadicea</i> (L.) Grene	+			
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill				+
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess.	+	+		+
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	+			
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.				+
<i>Convallaria majalis</i> L.				+
<i>Crepis biennis</i> L.			+	
<i>Crepis tectorum</i> L.	+		+	
<i>Cyanus segetum</i> (L.) Hill	+			
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+	+	+	+
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	+		+	+
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	+	+
<i>Dianthus deltoides</i> L.	+	+		+
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	+	+	+	+
<i>Epilobium collinum</i> C. C. Gmel.	+		+	
<i>Equisetum arvense</i> L.	+			+
<i>Equisetum pratense</i> L.	+			
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	+	+		
<i>Erigeron acris</i> L.	+		+	
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	+			
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	+		+	
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. & Kit.	+			
<i>Euphrasia officinalis</i> L. s. l.	+		+	+
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve	+		+	
<i>Festuca ovina</i> L.		+		
<i>Festuca rubra</i> L.	+	+	+	+
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.		+		+
<i>Fragaria vesca</i> L.	+	+	+	+
<i>Fumaria officinalis</i> L.	+			
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	+		+	
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.	+		+	
<i>Galium album</i> Mill.	+	+	+	+
<i>Galium boreale</i> L.	+			+
<i>Galium uliginosum</i> L.	+			+
<i>Galium vailantii</i> DC.	+			
<i>Galium verum</i> L.	+			
<i>Gentianella amarella</i> (L.) Börner s. l.	+			
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	+		+	+
<i>Geum rivale</i> L.	+	+		+
<i>Glechoma hederacea</i> L.		+		
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	+			
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	+		+	+
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.				+
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	+	+	+	+
<i>Hieracium umbellatum</i> L.				+

Продолжение табл. 2

	Ялонваара		Леппяля	
	1914–15	2009	1914	2004
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	+	+	+	+
<i>Juncus bufonius</i> L.	+		+	
<i>Juncus filiformis</i> L.				+
<i>Juniperus communis</i> L.				+
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	+	+	+	+
<i>Lamium purpureum</i> L.	+			
<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	+			
<i>Lapsana communis</i> L.	+		+	
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+	+	+	+
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	+		+	+
<i>Leontodon hispidus</i> L.	+	+	+	+
<i>Lepidothea suaveolens</i> (Pursh.) Nutt.	+		+	+
<i>Leucanthemum ircutianum</i> Turcz. ex DC	+	+	+	+
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	+	+		+
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.	+		+	+
<i>Luzula pallescens</i> (Wahl.) Bess.	+		+	+
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.		+		+
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.				+
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garke.	+	+	+	
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.		+		
<i>Mentha arvensis</i> L.	+			
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	+		+	
<i>Nardus stricta</i> L.	+		+	+
<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.	+		+	+
<i>Omalothea sylvatica</i> (L.) Sch. Bip. & F. Schultz	+		+	
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House				+
<i>Padus avium</i> Mill.				+
<i>Pastinaca sativa</i> L.	+			
<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Gray s. l.	+		+	
<i>Phleum pratense</i> L.	+	+	+	+
<i>Picea abies</i> (L.) Karst. s. l.		+		+
<i>Picris hieracioides</i> L.	+		+	
<i>Pilosella caespitosa</i> (Dumort.) P. D. Sell et C. West s. l.	+	+	+	+
<i>Pilosella officinarum</i> F. W. Schultz et Sch. Bip.	+		+	+
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	+	+	+	+
<i>Pinus sylvestris</i> L.		+		+
<i>Plantago lanceolata</i> L.				+
<i>Plantago major</i> L.	+		+	+
<i>Plantago media</i> L.	+			+
<i>Poa annua</i> L.	+		+	+
<i>Poa pratensis</i> L.	+	+	+	+
<i>Poa trivialis</i> L.	+			+
<i>Polygala vulgaris</i> L.				+
<i>Polygonum aviculare</i> L. s. l.	+		+	
<i>Potentilla argentea</i> L.	+	+	+	+
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	+	+	+	+
<i>Potentilla goldbachii</i> Rupr.				+
<i>Potentilla intermedia</i> L.	+		+	
<i>Potentilla norvegica</i> L.	+		+	
<i>Prunella vulgaris</i> L.	+		+	+
<i>Pseudolysimachion longifolium</i> (L.) Opiz		+		+
<i>Pteridium latiusculum</i> (Desv.) Hieron. ex Fries				+
<i>Pyrola minor</i> L.				+
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.				+
<i>Ranunculus acris</i> L.	+	+	+	+
<i>Ranunculus auricomus</i> L. s. l.	+	+		+
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	+	+	+	

Окончание табл. 2

	Ялонваара		Леппяля	
	1914–15	2009	1914	2004
<i>Ranunculus repens</i> L.	+	+	+	+
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	+			
<i>Rhinanthus minor</i> L.	+		+	
<i>Rhinanthus serotinus</i> (Schonh.) Oborny	+		+	+
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	+			
<i>Rubus arcticus</i> L.	+			
<i>Rubus idaeus</i> L.	+		+	+
<i>Rubus saxatilis</i> L.				+
<i>Rumex acetosa</i> L.	+	+	+	+
<i>Rumex acetosella</i> L.	+	+	+	+
<i>Rumex longifolius</i> DC.	+	+	+	+
<i>Sagina procumbens</i> L.	+		+	
<i>Salix caprea</i> L.				+
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.				+
<i>Salix phylicifolia</i> L.		+		
<i>Salix starkeana</i> Willd.	+	+	+	
<i>Schedonorus pratensis</i> (Huds.) P. Beauv.	+	+	+	+
<i>Scleranthus annuus</i> L.	+			
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) Link.	+			
<i>Solidago virgaurea</i> L.				+
<i>Sonchus arvensis</i> L.	+			
<i>Sorbus aucuparia</i> L.				+
<i>Spergula arvensis</i> L.	+		+	
<i>Stellaria graminea</i> L.	+	+	+	+
<i>Tanacetum vulgare</i> L.		+		
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. s. l.	+	+	+	+
<i>Thlaspi arvense</i> L.	+			
<i>Thlaspi caerulescens</i> J. Presl et C. Presl		+		+
<i>Tragopogon pratensis</i> L.			+	+
<i>Trifolium medium</i> L.	+			+
<i>Trifolium pratense</i> L.	+	+	+	+
<i>Trifolium repens</i> L.	+	+	+	+
<i>Trifolium hybridum</i> L.	+			
<i>Tripleurospermum inodorum</i> Sch. Bip.	+		+	
<i>Trisetum flavescens</i> L.				+
<i>Trollius europaeus</i> L.	+		+	+
<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh.	+		+	+
<i>Turritis glabra</i> L.	+			
<i>Urtica dioica</i> L.	+	+	+	+
<i>Urtica urens</i> L.	+			
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.				+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.				+
<i>Veronica arvensis</i> L.	+		+	
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+	+	+	+
<i>Veronica officinalis</i> L.	+		+	+
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	+		+	
<i>Veronica verna</i> L.	+		+	
<i>Vicia cracca</i> L.	+	+	+	+
<i>Vicia sativa</i> L.	+			
<i>Vicia sepium</i> L.	+	+	+	+
<i>Viola arvensis</i> Murray	+		+	
<i>Viola nemoralis</i> Kütz.				+
<i>Viola tricolor</i> L.	+		+	+
Всего видов	156	71	105	124

Ялонваара (62°01'30" с.ш., 31°10'00" в.д.). На этой территории располагалась крупная деревня, имевшая около 40 дворов и стадо, включавшее около 140 голов крупного рогатого скота. Значительные угодья были заняты пашнями, которые, по- видимому, использовались под посевы ещё 30–40 лет назад.

К концу XX века весь выдел был полностью заброшен и никак не использовался. К нашему времени там сохранилось около 4 гектаров забурьяненного луга. Значительная часть выдела заросла лесом.

Леппяля (61°44'30" с.ш., 32°02'30" в.д.) – в начале XX века небольшой хутор лесной службы Финляндии в приграничном районе. Вся площадь открытых угодий, включавших небольшое поле и участок луга, тогда составляла около 4 га, а поголовье скота – 4 коровы и лошадь. Но, в отличие от Ялонваары, несмотря на разрушение хутора, луг в Леппяля использовался под сенокос еще сравнительно недавно, до середины 1990-х (Знаменский и др., 2008).

В итоге к началу XXI века оба луга подошли с резко различающимся состоянием. Луг в Ялонваара постигло резкое падение видового фонда (71 вид сосудистых растений в 2009 году против 157 в 1915 году), луг в Леппяля, напротив, несколько обогатился со 105 видов в 1914 году до 124 в 2002–2004.

Отмечено различие в составе древесных видов. В списках К. Линколы включён всего один – ива Старка (*Salix starkeana*). Если бы не её наличие, можно было бы предположить, что К. Линкола просто не учитывал древесные виды, и исключить их из дальнейшего анализа. В данном же случае, отсутствие прочих видов деревьев просто непонятно.

Обращает на себя внимание и отсутствие в списках флоры этих лугов, по крайней мере, трёх обычных видов луговых травянистых растений: овсяница овечья (*Festuca ovina*), луговик извилистый (*Avenella flexuosa*) и вероника длиннолистная (*Pseudolysimachion longifolium*). Эти виды не фигурируют в сводной таблице парциальных флор лугов в первом томе (Linkola, 1916), хотя во втором томе (Linkola, 1921) все три вида упоминаются, как обычные в Приладжье. Вероятно, в данном случае, произошла какая-то ошибка в процессе подготовки рукописи к публикации. Отсутствие в таблице К. Линколы таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria*) может объясняться экологическими особенностями описанных им лугов, но, скорее всего, речь идёт также о случайном пропуске этого вида, в наше время присутствующего на обоих рассматриваемых выделах.

Луговая флора обогатилась некоторым числом видов-неофитов, появившихся на обоих выделах. Особенно это хорошо заметно на примере выдела Ялонваара, где происходила в основном обеднение видового состава. Кроме уже упомянутых *Thlaspi caerulescens*, *Schenodorus arundinaceus* и *Potentilla goldbachii*, появившихся в регионе после войны, к таким видам можно отнести также дрёму красную (*Melandrium dioicum*), марьянник дубравный (*Melampyrum nemorosum*), начавших расселяться в первой половине XX века, и сейчас достаточно обычных на лугах региона.

Перемены в хозяйственном использовании участков привели к исчезновению целого ряда рудеральных и сегетальных видов, в частности, *Barbarea arquata* B. *stricta*, *Brassica rapa*, *Cirsium vulgare*, *Erodium cicutarium*, *Erysimum cheiranthoides*, *Fallopia convolvulus*, *Fumaria officinalis*, *Galium vailantii*, *Juncus bufonius*, *Lapsana communis*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla intermedia*, *P. norvegica*, *Raphanus raphanistrum* и многих других видов. Они по-прежнему являются обычными в регионе, но исчезли на данных лугах. А некоторые из видов сорняков стали очень редки или вообще вымерли на территории. К таковым, в частности, относятся куколь (*Agrostemma githago*), метлица полевая (*Apera-spica-venti*) и василёк синий (*Cyanus segetum*).

Таковы общие тенденции в изменениях лугов у заброшенных населённых пунктов, частными случаями которых являются два рассмотренных луговых участка. Дальнейшие изменения выявляют уже различия в судьбе обоих участков.

В Ялонвааре произошло существенное уменьшение числа луговых и лесных видов. Там не были найдены *Botrychium lunaria*, *Campanula persicifolia*, *Carum carvi*, *Cerastium holosteoides*, *Dactylorhiza maculata*, *Euphrasia officinalis*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Leontodon autumnalis*, *Luzula multiflora* и многие другие виды. В сумме с утратой сегетальной и большей части рудеральной фракции, общий список видов луга в Ялонвааре сократился почти на сотню видов.

При этом значительная доля видов, оставшихся в составе травостоя на лугу в Ялонвааре относится к нитрофильной фракции: *Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Arctium tomentosum*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium setosum*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Schenodorus pratensis*, *Heracleum sibiricum* и пр. Данные виды даже выходят в доминанты сообществ, поскольку находят новые, благоприятные для себя условия на заброшенных полях. Формируется высокопродуктивное сообщество. Регулярное отложение неудаляемой морт-массы приводит к созданию мощного слоя ветоши, через который не могут пробиваться мелкие виды лугового

разнотравья и мелкие злаки. Таким образом, этот процесс оказывает непосредственное влияние на вымирание мезофитных луговых трав, получающих всё меньше и меньше места для очагов произрастания.

В Леппяле, напротив, замена бедной в видовом отношении пашни на суходольный луг, биоразнообразие которого поддерживалось регулярными сенокосами, произвела благоприятное воздействие. Парциальная флора этого небольшого луга обогатилась десятками видов, среди которых имеются и довольно редкие: *Ajuga reptans*, *Helictotrichon pubescens*, *Briza media*, *Polygala vulgaris*, *Trisetum flavescens*. Выросло разнообразие луговой (*Galium boreale*, *G. uliginosum*, *Hieracium umbellatum*, *Coccyanthe flos-cuculi*, *Plantago lanceolata*, *P. media*, *Ranunculus auricomus* и др.) и лесной (*Aegopodium podagraria*, *Calluna vulgaris*, *Convallaria majalis*, *Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *P. rotundifolia* и др.) фракций флоры. По сути, Леппяля, несмотря на скромные размеры, сейчас является одним из самых флористически богатых среди известных в Карелии лугов, а также обладает наивысшей в республике видовой насыщенностью (Знаменский и др., 2008).

Общий анализ изменений во флоре лугов Карелии в XX веке позволяет выделить следующие тенденции.

1. Прекращение регулярного использования суходольных лугов приводит к сокращению и даже исчезновению многих видов, связанных с этой деятельностью. В первую очередь, это сегетальные виды, а также некоторые рудеральные. Несколько иначе обстоит дело с видами-нитрофилами, находящими новые местообитания на заброшенных полях, постепенно превращающихся в луговые угодья.

2. Происходит некоторое обогащение луговых ценозов новыми видами, большинство из которых остаётся на лугах в качестве случайных примесей. Однако, не менее двух видов в первой половине XX века, и трёх – вот второй его половине успешно натурализовались на лугах части республики и теперь встречаются на них довольно часто.

3. Самое большое влияние на видовой состав лугов Карелии оказывает тип недавнего природопользования на них. Полностью заброшенный луг подвергается процессам зарастания и зарастания, а из травостоя исчезают многие до того обычные луговые и лесные виды. Напротив, в случае создания для луга режима устойчивого выпаса или сенокосения, он может существенно обогатиться новыми видами, включая и редкие.

Мониторинговые исследования лугов **о-ва Киж**. Долговременные наблюдения за лугами острова Киж проводились в рамках программы экологического мониторинга Кижского историко-архитектурного и этнографического музея-заповедника в 1998–2006 годах. В процессе мониторинга были заложены пять долговременных площадей по 1 га, на которых ежегодно (кроме 2002 и 2003 годов) выполнялись геоботанические описания. В качестве метрик биоразнообразия при этом использовались две величины: видовая насыщенность, выраженная в среднем числе видов на единицу площади (в данном случае, на 1 м²) и видовой фонд (общее число видов, фигурировавших в геоботанических описаниях на каждой пробной площади). Три из пяти площадей (Гаукнаволоок, Удоев наволоок и Нарына гора) были полностью заброшены и никак не использовались в течение восьми лет исследований. Оставшиеся две площади подвергались ежегодному сенокосению, затрагивавшему, впрочем, не всю их территорию. К сожалению, чистоту эксперимента соблюдать удавалось не всегда. Так пробная площадь Гаукнаволоок в 2004 году была практически разрушена при строительстве на ней площадки для реставрации Спасо-Преображенского собора. Та же участь очевидно постигнет и пробную площадь Васильево.

Практически на всех площадях изменения биоразнообразия незначительны. Некоторое сокращение видового состава наблюдается на пробной площади Васильево. При этом видовая насыщенность несколько возрастает. На площади Киж-Центр наметившееся падение видового фонда сменяется возрастанием на фоне стабильного прироста видовой насыщенности. На трёх неиспользуемых площадях видовая насыщенность практически не меняется, видовой фонд также не показывает выраженных тенденций. Произошедшее в 2005 году падение видового фонда всех трёх площадей, возможно, объясняется погодными условиями года: дождливый июнь привёл к возрастанию фитомассы на участках, в результате чего крупными нитрофилами были вытеснены мелкие виды трав. На следующий год, впрочем, статус-кво был восстановлен.

Тем не менее, некие тренды при сравнении некосимой и косимой частей площадей Васильево и Кизи-центр были получены (Знаменский, 2005). Видовая насыщенность некосимой части составляла 12,6 видов на 1 м² против 17,7 на части, подвергающейся систематическому кошению (рис. 1). В результате произошедшего перераспределения ценотической структуры, из ценоза на некосимом участке выпал целый ряд видов мелкого разнотравья: *Cerastium holosteoides*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Ranunculus auricomus*, *Stellaria graminea* и др. Многие виды не исчезли, но сократили своё обилие. На первые роли вышли крупные виды-нитрофилы (*Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum sibiricum*), лучше приспособленные к выживанию при наличии на участке толстого слоя ветоши. Любопытно, что за период наблюдения укрепил свои позиции такой вид крупного зонтичного, как бутень душистый (*Chaerophyllum aromaticum*), которого нет в списке флоры лугов у Раменской. В начале наблюдений в 1998 он формировал небольшого размера (3–4 м²) инфраценоз на пробной площади Васильево. В 2004 году на площади появилось много молодых особей этого вида, и к 2006 году он уже встречался на 7 из 20 заложённых в пределах площади Васильево. Сможет ли данный вид выдержать конкуренцию с такими аборигенными видами, как купырь и борщевик сибирский – могу показать только более длительные наблюдения.

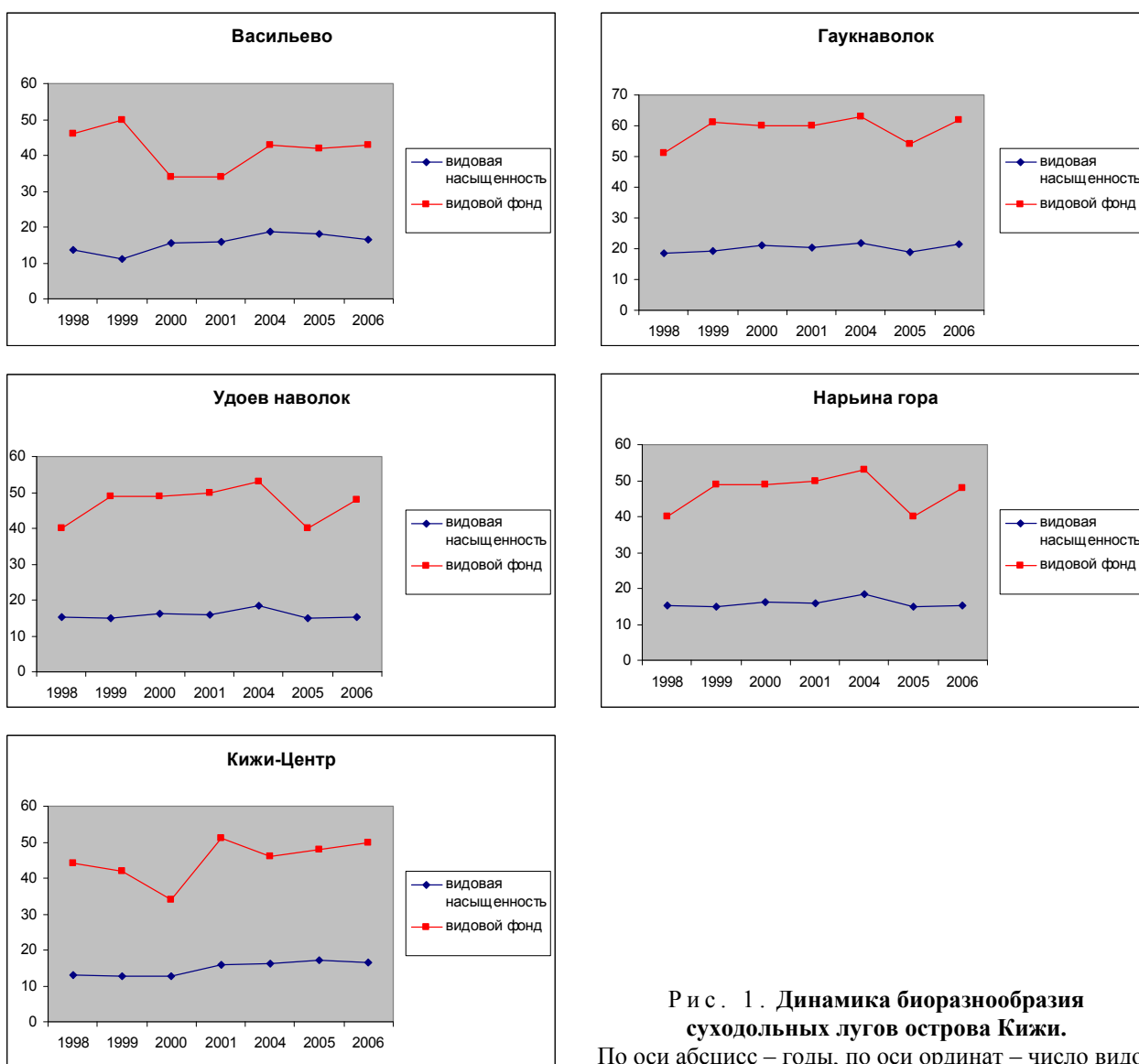


Рис. 1. Динамика биоразнообразия
суходольных лугов острова Кизи.
По оси абсцисс – годы, по оси ординат – число видов

В целом, результаты наблюдений на пробных площадях подтверждают вывод о том, что луга без надлежащего ухода подвергаются забурьяниванию и обеднению видового состава за счёт выпадения многих мезотрофных и олиготрофных видов. Однако для подтверждения этого вывода необходимы дальнейшие длительные наблюдения на постоянных пробных площадях.

2.2. БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВОВ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

На Европейском Севере России сосредоточен богатейший генофонд растительных ресурсов. Здесь произрастает – около 110 видов сородичей культурных растений. Среди них преобладают (около 50 %) кормовые растения (Брежнев, 1979; Брежнев, Коровина, 1981; Коровина, 1983). Ресурсы кормовых растений материковой части Карелии изучались в 1960–1970-е годы прошлого столетия (Винниченко, 1959, 1967; Винниченко и др., 1956). Одновременно в ряде публикаций (Раменская, 1958; Лопатин, 1971) подчеркивалось видовое богатство растительности островов Ладожского озера, но ее недостаточная изученность. В связи с этим сотрудники Института биологии в 1979–1980 гг. в целях мобилизации, сохранения и использования ресурсного потенциала растений Карелии организовали экспедиционные исследования островов Ладожского озера. Был осуществлен сбор семян 5 перспективных дикорастущих злаков (ежи сборной, двуклосточника тростникового, лисохвоста лугового, овсяницы луговой, тимopheевки луговой), проведено описание луговой растительности.

Луговая растительность материковой части Карелии в юго-западном луговом районе изучалась более 50 лет назад (Раменская, 1979, 1958; Лопатин, 1971). Что же касается островов Ладожского озера то имеются лишь работы по флоре о. Валаам (Победимова, Гладкова, 1966; Ронконен, Кравченко, 1983; Кравченко, 1988; Белоусова и др., 1989).

В настоящей публикации представлены результаты изучения луговой растительности островов Ладожского озера. Однако мы исследовали не все разнообразие луговых сообществ, находящихся на островах Ладожского озера, а лишь фитоценозы с высоким обилием многолетних злаков, указанных выше.

Обследованные нами острова – архипелаг Валаам, Маркатсимансаари, Оьятсаари, Пеллотсаари, Самматсаари, остров Пуутсаари до 1940 г. принадлежали Финляндии. На всех островах в той или иной степени отмечена сельскохозяйственная деятельность, но лишь на одном из них (о. Валаам) постоянно проживали люди.

По геоботаническому районированию территория исследований находится в средней подзоне тайги, по агроклиматическому – в IV агроклиматическом районе (Романов, 1961), по луговому – в юго-западном луговом районе (Раменская, 1958). В данном районе наиболее благоприятные условия для роста и развития луговых растений. Так, период со среднесуточной температурой воздуха выше 5 °C составляет 155–160 дней, сумма положительных температур выше 5 °C – более 1850°, а выше 10°C – 1500°. Продолжительность безморозного периода составляет 120–130 дней, на островах Ладожского озера – 158 дней. Дождливые дни бывают довольно часто – их 200 в году. Более 40 % от общего годового количества (600 мм) осадков выпадает в теплое время года (Распопов и др., 1969).

Почвы всех островов специально не исследовались, но достаточно полно изучены почвы островов Валаамского архипелага. По данным И. П. Лазаревой и Р. М. Морозовой (1983, 2002), почвенный покров острова Валаам характеризуется чрезвычайной пестротой и мелкоконтурностью, вследствие частой смены форм рельефа и изменчивости состава почвообразующих пород. На островах выделены примитивные почвы, подбуры, буроземы, подзолистые, болотно-подзолистые, дерново-глеевые, болотные и антропогенные почвы. Преобладающие почвы – бурые лесные, кислые и сильнокислые грубогумусные, в большинстве сильно каменистые, маломощные, но отличаются высокой биологической активностью. Дерново-подзолистые почвы занимают небольшие площади и формируются под травяной растительностью, в основном, в центральной части острова Валаам.

При изучении луговой растительности выделяли участки с однородным растительным покровом размерами 10x10 м, где проводили описания стандартными геоботаническими методами. Продуктивность надземной биомассы травостоя определялась с площади 1 м² в 4-кратной повторности.

В результате исследований установлено, что почти все изученные нами луга – вторичные. Они представлены бывшими залежами и сеянными лугами различной давности. Вместе с тем некоторые из приозерных лугов, расположенные вдоль уреза воды, являются первичными (двуклесточниковые). На исследованных участках почвы минеральные, кислые, с высокой гидролитической кислотностью, обедненные поглощенными основаниями (табл. 3), что свидетельствует об отсутствии систематического ухода за лугами.

Т а б л и ц а 3
Агрохимические показатели корнеобитаемого слоя (0–20 см) луговых участков, расположенных на островах Ладожского озера

Остров	рН _{KCl}	Мг.-экв. на 100 г почвы		Степень насыщенности основаниями, %
		гидролитическая кислотность	сумма поглощенных оснований	
Валаам	4,1–5,3	4,5–10,8	5,2–21,4	32,6–65,6
Пуутсаари	5,5	2,3	16,8	87,8
Самматсаари	4,1	15,9	9,8	38,0
Маркатсиман-саари	4,7	7,0	13,0	65,0
Орьятсаари	4,9	11,1	22,0	66,5
Пеллотсаари	4,6	9,4	13,0	58,1

Всего было описано 25 растительных ассоциаций, которые мы объединили в 6 формаций и 3 класса формаций, следуя классификациям А. П. Шенникова (1938) и М. Л. Раменской (1958).

Класс формаций – настоящие луга (*Prata genuina*) включает 4 формации: сборноежовую (*Dactyleta glomeratae*), луговоовсяничную (*Festuceta pratensis*), луговолисохвостовую (*Alopecureta pratensis*) и тонкополевицевую (*Agrosteta tenuis*).

Класс формаций – торфянистые луга (*Prata oxylophytica*) представлен дернистошучковой (*Deschampsia cespitosae*) формацией.

Класс формаций – болотистые луга (*Prata hydrophytica*) включает тростниководвуклесточниковую (*Digraphieta arundinaceae*) формацию.

Преобладание настоящих лугов в районе исследований обусловлено их происхождением. Они сформировались, в основном, на залежах или бывших сеяных лугах. Периодическое хозяйственное использование (сенокос или пастьба) этих лугов, даже при отсутствии систематического ухода за ними, на относительно богатых почвах способствовало формированию настоящих лугов, находящихся в рыхлокустовой стадии развития, и лишь в некоторых случаях – торфянистых лугов.

Из класса **настоящих лугов** на островах Ладожского озера на суходольных местообитаниях наиболее распространенными являются сборноежовая и луговоовсяничная формации.

Формация сборноежовая (*Dactyleta glomeratae*). Разнообразие лугов, образованных ежой сборной, включает следующие ассоциации: 1) сборноежовник злаково-бобовый (*Dactyletum poacoso-fabacosum*), 2) сборноежовник бобово-разнотравный (*D. fabacoso-herbosum*) 3) сборноежовник злаково-разнотравный (*D. poacoso-herbosum*) 4) сборноежовник разнотравно-злаковый (*D. herboso-poacosum*). Луга данной формации выявлены на всех исследуемых островах.

Местопроизрастание – залежи из-под сеяных лугов, расположенные между сельгами или на пологих склонах. Почвы участков, на которых произрастает ежа сборная, дерново-подзолистые, слабокультурные. По механическому составу супесчаные или суглинистые.

Травостой густой высотой до 140 см. В отдельных сообществах наблюдается зарастание кустарником. Сомкнутость травостоя почти 100 %. В первом ярусе (140–60 см) находятся *Dactylis glomerata* L., *Alopecurus pratensis* L. и *Deschampsia cespitosa* L., во втором ярусе (50–0 см) – представители группы разнотравья.

Всего в травостое выявлено 63 вида цветковых растений, в том числе злаков – 8 видов, бобовых – 6, разнотравья – 49 видов. Наиболее часто встречающиеся виды сборноежовой формации

представлены в табл. 4. Общее проективное покрытие высокое – 90–100 %. В отдельной ассоциации общее количество видов колеблется от 27 до 44, среди которых злаки представлены 4–8 видами, бобовые – 4–6, разнотравье – 15–34 видами. При этом проективное покрытие ботанических групп растений составляет: злаков – 60–95 %, бобовых – 5–25 %, разнотравья – 5–20 %. Продуктивность зеленой массы варьирует от 0,50 до 0,82 кг/м².

Таблица 4
Наиболее часто встречающиеся виды растений сборно-ежовой формации

Виды	Встречаемость, %	Проективное покрытие, %	
		среднее	колебания
В первом ярусе			
<i>Dactylis glomerata</i> L.	100	45,0	25–70
<i>Phleum pratense</i> L.	100	10,0	5–25
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	75	4,0	5–10
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	100	2,5	1–10
<i>Vicia cracca</i> L.	100	2,0	3–5
<i>Vicia sepium</i> L.	100	2,0	3–5
<i>Poa pratensis</i> L.	75	1,2	1–5
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	100	1,2	1–5
<i>Centaurea phrygia</i> L.	75	1,2	1–5
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	100	+	+
<i>Campanula glomerata</i> L.	75	+	+
Во втором ярусе			
<i>Achillea millefolium</i> L.	75	2,0	3–5
<i>Trifolium pratense</i> L.	75	2,0	1–5
<i>Trifolium medium</i> L.	50	1,2	1–5
<i>Galium mollugo</i> L.	75	1,2	1–5
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	75	+	+
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	75	+	+
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. s. l.	75	+	+

Формация лугоовсяничная (*Festuceta pratensis*). В процессе исследований нами выявлены следующие ассоциации: лугоовсяничник тимopheечный (*Festucetum pratensis phleosum*) и лугоовсяничник злаково-разнотравный (*Festucetum pratensis poacoso-herbosum*) с участием бобовых. Формирование этих ассоциаций связано с относительным богатством почв и периодическим хозяйственным использованием, хотя в период исследований уход за травостоем отсутствовал.

Луга занимают пологие склоны между сельгами. Они обнаружены на островах Валаам и Маркатсимансаари. Почвы участков дерново-подзолистые, супесчаные, слабоокультуренные. Увлажнение устойчивое, застоя атмосферных вод не происходит.

Травостои характеризуются относительной высотой (70–100 см), диффузным сложением. Преобладают рыхлокустовые злаки *Phleum pratense* и *Festuca pratensis* (по 20–25 %), *Dactylis glomerata* (5–10 %), с участием *Deschampsia cespitosa* (5 %). Из группы бобовых присутствуют *Trifolium pratense* и *T. repens*, *Vicia cracca* (по 5 %), из разнотравья – *Achillea millefolium*, *Alchemilla vulgaris* и *Galium boreale* (по 5 %).

Сложение травостоев довольно простое. В первом ярусе (100–70 см) находятся *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense*, генеративные побеги *Dactylis glomerata*. Во втором ярусе (70–0 см) представлены вегетативные побеги злаков, клевера и разнотравья. Высокое проективное покрытие (до 100 %) достигается за счет представителей разнотравья или бобовых. Проективное покрытие группы злаков варьирует от 50 до 75 %, бобовых – от 25 до 35 %, разнотравья – от 5 до 15 %. Общее количество цветковых растений – 45 видов, из них злаков – 9, бобовых – 7, разнотравья – 28 видов.

Ассоциации **луговолисохвостной** (*Alopecureta pratensis*) и **тонкополевицовой** (*Agrosteta tenuis*) формаций встречались довольно редко. Их описание приводится ниже.

Ассоциация луговалисохвостник злаково-разнотравный (*Alopecuretum pratensis poacoso-herbosum*). Луговой массив площадью 1 га расположен на юго-западном склоне острова Маркатси-мансаари. Это бывший сеяный луг, в настоящее время не скашивается. Почва участка суглинистая. Увлажнение устойчивое. Атмосферные осадки не застаиваются на поверхности. В травостое содоминируют *Alopecurus pratensis* L. (30 %) и *Dactylis glomerata* (20 %) с участием *Phleum pratense* (5 %). Из бобовых присутствуют *Trifolium pratense* (5 %), *Vicia cracca* и *V. sepium* (всего 5 %), из разнотравья – *Galium mollugo* L. и *Angelica silvestris* L. (по 10 %)

Травостой густой, диффузного сложения – выделяются куртины *Trifolium medium*. Общее проективное покрытие – 100 %. Первый ярус (110–50 см) представлен генеративными побегами *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata*. Второй ярус (50–0 см) гуще, его образуют вегетативные побеги злаков, *Galium mollugo* и многих видов разнотравья. Процентное соотношение растений по группам (по проективному покрытию): злаки – 55 %, бобовые – 10 %, разнотравье – 35 %. Общее число цветковых растений 37, из них злаки – 5, бобовые – 5, разнотравье – 17 видов. Урожай зеленой массы – 0,40 кг/м².

Ассоциация тонкополевицник злаково-разнотравный (*Agrostetum tenuis poacoso-herbosum*).

Луговой участок площадью 0,2 га расположен на восточном склоне острова Пуутсаари в прибрежной части бухты. Почва подбурая, супесчаная, сильно каменистая, подстилаемая плитой диабаз на глубине 5 см. Увлажнение умеренно-переменное.

Травостой с преобладанием *Agrostis tenuis* (30 %) и *Deschampsia cespitosa* (10 %), с меньшим обилием *Phleum pratense*, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca pratensis* и *Dactylis glomerata* (по 5 %). Бобовые представлены *Trifolium hybridum* L. (5 %), *T. repens* L. (3 %) и *Vicia cracca* (2 %). Из разнотравья преобладают – *Alchemilla vulgaris*, *Centaurea phrygia* L. и *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. (по 5 %). В травостое выявлено 38 видов цветковых растений, злаки представлены 7 видами, бобовые – 5, разнотравье – 26 видами.

Травостой редкий невысокий (60 см), диффузного сложения. Выделяются куртины более высокого травостоя (140 см) со злаками, *Ranunculus acris* L. и обилием *Alchemilla vulgaris*. Основными компонентами первого яруса (140–60 см) являются верховые злаки – *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Deschampsia cespitosa*, а также *Carum carvi* L., *Ranunculus acris* L. Во втором ярусе (60–0 см) развиваются *Alchemilla vulgaris*, бобовые, *Alchemilla vulgaris*, *Rumex acetosa* L.. Проективное покрытие злаков составляет 60 %, бобовых – 15 %, разнотравья – 25 %.

Из класса **торфянистых лугов** на островах Ладожского озера довольно широко распространена дернистошучковая (*Deschampsia cespitosae*) формация. Нами выявлена группа ассоциаций дернистошучников злаково-разнотравных (*Deschampsia cespitosae poacoso-herbosum*), которая включает ассоциации довольно близкие по флористическому составу – дернистошучник тимофеечно-разнотравной (*D. c. phleoso-herbosum*) и дернистошучник-тонкополевицевый (*D. c. agrostiosum vulgaris*). Ассоциации данной группы обнаружены в основном на о. Валаам. Они развились на суходольных участках, окружены сосновым лесом. Участки использовались как сенокосы, а некоторые – под выпас скота.

В этих ассоциациях доминирующее положение занимает *Deschampsia cespitosa* (40–70 %). В составе травостоя присутствуют *Phleum pratense* (5–30 %), *Agrostis tenuis* (5–15 %), *Festuca pratensis*, *F. rubra* L. и *Dactylis glomerata* (по 5 %). Редко встречаются *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum* L. Из бобовых довольно обилён *Trifolium repens* и (5 %), из разнотравья – *Ranunculus acris* (5 %). Общее количество видов составляет 38, из них: злаков – 9 видов, бобовых – 7 – и разнотравья – 22 вида. Проективное покрытие – 100 %. На долю злаков приходится 80–90 % проективного покрытия, бобовых – 5, разнотравья – 10 %.

Травостой высотой (до 150 см), густой, диффузного сложения. В первом ярусе (150–60 см) находятся генеративные побеги *Deschampsia cespitosa*, во втором (60–0 см) – вегетативные побеги злаков, бобовые и представители разнотравья.

Из класса **болотистых лугов** на исследуемой территории обнаружена только 1 формация – тростниководвукисточниковая (*Digraphia arundinaceae*). Чистые заросли *Digraphis arundinaceae* (L.) Trin. вдоль уреза воды (в виде полос шириной 3–5 м) обнаружены на островах Пуутсаари, Орь-

ятсаари, Пеллотсаари. Травостой *Digraphis arundinacea* густые, высотой до 2 м, с хорошо развитыми генеративными побегами.

В восточной части острова Пуутсаари обнаружена ассоциация тростниководвуклесточник разнотравно-злаково-осоковый (*Digraphieta arundinaceae mixtoherboso-roscoso-caricosum*). Она находится на месте бывшего сада и огорода (около церкви). *Digraphis arundinacea* растет на участке, подтопляемом водами внутреннего озера. Почва слабоподзолистая, грунтово-глеевая, подстилаемая озерными песками на ленточных глинах, слабоокультуренная. В травостое преобладают *Digraphis arundinacea* (40 %), *Deschampsia cespitosa* (20 %), и *Carex* sp. (30 %), из разнотравья обильна *Filipendula ulmaria* L. (10 %), также присутствуют *Urtica dioica* L., *Angelica sylvestris*, *Ranunculus repens* L. Общее проективное покрытие – 100 %. Высота травостоя – 200 см. В первом ярусе находится *Digraphis arundinacea* (200–100 см), во втором (100–0 см) – *Carex*, *Filipendula ulmaria* и *Deschampsia cespitosa*. Общее число цветковых растений – 10.

На островах Ладожского озера нами исследовано не все разнообразие лугов, а лишь фитоценозы с высоким участием перспективных видов (ежа сборная, лисохвост луговой, овсяница луговая, тимopheевка луговая, канареечник тростниковый) кормовых растений. Следует отметить определенное сходство формационного состава изученных нами лугов и лугов материковой части Северного Приладожья (Лопатин, 1971). Для обоих районов общими являются формации: сборно-ежовая, луговоовсяничная, луговолисохвостовая, тонкополевиная, дернистолуговиковая. Широкое распространение на этих территориях фитоценозов, относящихся к классу настоящих лугов, обусловлено благоприятными климатическими условиями для роста и развития многолетних трав, а также одинаковым происхождением и использованием лугов. В частности, изученные луговые фитоценозы были созданы в 40-е годы прошлого столетия. В течение продолжительного времени (более 40 лет) они подвергались в той или иной степени антропогенному воздействию, что обусловило их долготелее существование. Наибольшим формационным разнообразием характеризуются луговые сообщества о. Валаам, единственного острова, где не прекращалась сельскохозяйственная деятельность человека.

Флористический состав лугов. Общий видовой список растений луговых фитоценозов островов Ладожского озера представлен 91 видом, из которых злаки составляют 13 видов, бобовые – 7, осоки – 4, ситниковые – 2, разнотравье – 64 видами (табл. 5).

Анализ флоры цветковых растений показал, что 91 вид обнаруженных нами растений относится к 71 роду, 24 семействам. Из них, высоким видовым разнообразием отличаются семейства *Asteraceae* (17 видов), *Poaceae* (13), *Fabaceae* (7), *Apiaceae*, *Scrophulariaceae* (по 6 видов), *Rosaceae* (5 видов), *Campanulaceae*, *Ranunculaceae* и *Cyperaceae* (по 4 вида). К оставшимся 15 семействам принадлежит от 1 до 3 видов (табл. 6).

На отдельных островах Ладожского озера количество видов в изученных сообществах варьирует от 19 до 68. Наибольшим видовым разнообразием характеризуется луговая растительность острова Валаам (68 видов), несколько меньше видов отмечено на лугах островов Пеллотсаари и Маркатсимансаари – 41 и 44 вида, соответственно. Наименьшее число сосудистых растений (19) выявлено на острове Орьятсаари.

Постоянными видами являются: *Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Vicia cracca*, *V. sepium*, *Alchemilla vulgaris*, *Centaurea phrygia*, *Galium mollugo*, *Geranium pratense*. Высокой встречаемостью (83 %) также характеризуются – *Deschampsia cespitosa*, *Lathyrus pratensis*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Hypericum maculatum*. Причем, на изученных лугах 30 видов растений встречаются редко (лишь на одном острове). В частности, только на лугах острова Пеллотсаари выявлены *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Verbascum thapsus* L., на острове Маркатсимансаари – *Achillea ptarmica* L., *Trollius europealus* L. Остальные редко встречающиеся виды присутствовали на о. Валаам, из них 15 обнаружены только в одном фитоценозе.

Анализ видового состава отдельных луговых сообществ показал также, что количество видов в них варьирует от 19 до 44, при этом количество злаков составляет 4–9 видов, бобовых 4–7, разнотравья 8–34 видов.

Таблица 5

Видовой состав растений выявленных на лугах островов Ладожского озера

Вид	Валаам	Пуут-саари	Самма-тсаари	Маркат-симан-саари	Орлят-саари	Пеллот-саари
Злаки (Poaceae)						
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	+		+	+		+
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	+	+	+	+	+	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	+				+	+
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub.						
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.						
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	+	+		+
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.						+
<i>Digraphis arundinaceae</i> (L.) Trin.		+			+	+
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	+	+		+		
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	+	+	+	+	+	+
<i>Festuca rubra</i> L.	+					+
<i>Phleum pratense</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Poa pratensis</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Poa trivialis</i> L.						+
Бобовые (Fabaceae)						
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl	+			+		
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	+	+		+		
<i>Chrysaspis aurea</i> (Poll.) Greene						
<i>Trifolium medium</i> L.	+		+	+		
<i>Trifolium pratense</i> L.	+	+		+	+	+
<i>Trifolium repens</i> L.	+	+	+	+		+
<i>Vicia cracca</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Vicia sepium</i> L.	+	+	+	+	+	+
Разнотравье						
<i>Aegopodium podagraria</i> L.		+				
<i>Achillea millefolium</i> L.	+	+		+		+
<i>Achillea ptarmica</i> L.				+		
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	+	+	+	+	+	+
<i>Angelica sylvestris</i> L.			+	+	+	
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	+	+		+		+
<i>Bidens tripartitus</i> L.	+					
<i>Campanula glomerata</i> L.	+		+			+
<i>Campanula patula</i> L.	+		+	+		
<i>Campanula persicifolia</i> L.	+					
<i>Carex acuta</i> L.				+		
<i>Carex canescens</i> L.				+		
<i>Carex leporina</i> L.		+		+		
<i>Carex pallescens</i> L.	+	+	+			
<i>Carum carvi</i> L.			+	+		
<i>Centaurea jacea</i> L.		+	+			+
<i>Centaurea phrygia</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Cerastium holosteoides</i> Fr.	+					
<i>Chenopodium album</i> L. s. l.	+					
<i>Cirsium helenioides</i> (L.) Hill			+	+		
<i>Cirsium arvense</i> ssp <i>setosum</i> (Willd.) Bess.	+	+				
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	+					
<i>Dianthus deltoides</i> L.	+			+		+
<i>Epilobium montanum</i> L.	+					
<i>Equisetum arvense</i> L.	+					
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.			+		+	
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	+					
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Love	+					
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.			+	+	+	

Окончание табл. 5

Вид	Валаам	Пуут-саари	Самма-тсаари	Маркат-симан-саари	Орвят-саари	Пеллот-саари
<i>Galium boreale</i> L.	+		+	+		
<i>Galium mollugo</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Geranium pratense</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Geum rivale</i> L.	+	+	+	+		
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	+			+		
<i>Hieracium vulgatum</i> Fries		+				+
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	+	+	+	+		+
<i>Juncus filiformis</i> L.				+		
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	+					+
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	+	+				+
<i>Linaria vulgaris</i> L.	+					+
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.		+				
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	+					
<i>Leontodon hispidus</i> L.	+					
<i>Lepidotheca suaveolens</i> (Pursh) Nutt.	+					
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	+			+	+	
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	+	+		+		+
<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.						+
<i>Plantago major</i> L.	+	+				
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.			+	+		+
<i>Potentilla norvegica</i> L.	+					
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	+		+			
<i>Prunella vulgaris</i> L.	+					
<i>Ranunculus acris</i> L.	+	+				
<i>Ranunculus auricomus</i> L.				+		+
<i>Ranunculus repens</i> L.	+					
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	+					
<i>Rhinanthus major</i> L.	+					
<i>Rhinanthus minor</i> L.	+					
<i>Rumex acetosa</i> L.	+	+				
<i>Sinapsis arvensis</i> L.	+					
<i>Stellaria graminea</i> L.	+	+	+	+		
<i>Solidago virgaurea</i> L.	+					+
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	+					+
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. s. l.	+	+				+
<i>Thlaspi arvense</i> L.	+					
<i>Tripleurospermum inodorum</i> Sch. Bip.	+					
<i>Trollius europealus</i> L.				+		
<i>Urtica dioica</i> L.		+		+		+
<i>Verbascum thapsus</i> L.						+
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+	+				+
Всего	68	38	31	44	19	41

В изученных фитоценозах доминирующими и содоминирующими являются следующие виды: *Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Deschampsia cespitosa*, *Alopecurus pratensis*. Иногда содоминантами могут быть: *Trifolium pratense*, *Trifolium repens* и *Vicia cracca*, *Centaurea phrygia*, *Angelica sylvestris*, *Galium mollugo*. В целом, в отдельных луговых сообществах проективное покрытие группы злаков варьирует от 50 до 85 %, бобовых – от 5 до 35 %, разнотравья – от 5 до 50 %.

На лугах островов Ладожского озера выявлен 91 вид растений, что составляет около 30 % от луговой флоры Карелии (Раменская, 1958). В изученных нами сообществах выявлены виды-доминанты или содоминанты – *Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens*, *Vicia cracca*. Они испытаны природой на выживаемость к нерегулируемым климатическим и антропогенным факторам среды, поэтому представляют ценность, как источники гено- и ценофонда устойчивых

видов кормовых растений. Кроме того, среди них имеются перспективные для сельскохозяйственного производства виды растений, которые редко встречаются на естественных лугах Карелии.

Таблица 6
Распределение видов цветковых растений, обнаруженных на лугах островов Ладожского озера, по семействам

Семейство	Число видов	% от общего числа видов
Asteraceae	17	18,7
Poaceae	13	14,3
Fabaceae	7	7,6
Apiaceae	6	6,6
Scrophulariaceae	6	6,6
Rosaceae	5	5,5
Campanulaceae	4	4,4
Cyperaceae	4	4,4
Ranunculaceae	4	4,4
Brassicaceae	3	3,3
Caryophyllaceae	3	3,3
Equisetaceae	3	3,3
Geraniaceae	2	2,2
Juncaceae	2	2,2
Rubiaceae	2	2,2
Polygonaceae	2	2,2
Chenopodiaceae	1	1,1
Clusiaceae	1	1,1
Convolvulaceae	1	1,1
Dipsacaceae	1	1,1
Lamiaceae	1	1,1
Onagraceae	1	1,1
Plantaginaceae	1	1,1
Urticaceae	1	1,1

Таким образом, изученные луга островов Ладожского озера по происхождению являются вторичными. Они представлены 6 формациями и относятся к 3 классам (настоящие, торфянистые, болотистые) формаций. Широко распространены в данном районе формации настоящих лугов. Они характеризуются сравнительно высоким участием (по проективному покрытию) рыхлокустовых злаков, а также постоянным присутствием видов группы бобовых. Наибольшее фитоценотическое разнообразие лугов выявлено на острове Валаам, что связано с регулярной сельскохозяйственной деятельностью человека. На некоторых исследованных островах (Орьятсаари, Пуутсаари) отмечены признаки вырождения луговых сообществ (зарастание древесно-кустарниковой растительностью), что обусловлено отсутствием систематического ухода (внесение удобрений, скашивание) за ними.

Общий список цветковых растений на лугах Ладожского озера составляет 91 вид, в отдельных сообществах количество видов варьирует от 19 до 44. При этом высоким видовым разнообразием характеризуются луга островов Валаам, Пелллотсаари и Маркатсимансаари. Общая доля злаков (в проективном покрытии) довольно высокая и составляет 50–85 %. Ценные в кормовом отношении многолетние злаки – *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis* – занимают доминирующее положение на лугах. Некоторые виды бобовых (*Trifolium pratense*, *Trifolium repens*, *Vicia cracca*) не только часто встречаются в фитоценозах, но и являются их содоминантами.

Луговые сообщества о. Валаам характеризуются фитоценотическим и флористическим разнообразием. Они представляют ценность в качестве источников гено- и ценофонда устойчивых видов кормовых растений. Кроме того, их можно использовать в качестве эталонов настоящих лугов, которые в естественных условиях в Карелии отсутствуют.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Карельской АССР. Л., 1974. 114 с.
- Агроклиматический справочник по Карельской АССР. Л., 1959. 184 с.
- Белоусова Н. А., Кравченко А. В., Крутов В. И., Кучко А. А., Морозова Р. М. Флора и растительность // Экосистемы Валаама и их охрана. Петрозаводск, 1989. С. 85–126.
- Брежнев Д. Д. Беречь и умножать растительные ресурсы // Вестник с.-х. науки. 1979. № 4. С. 11–14.
- Брежнев Д. Д., Коровина О. Н. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. Л., 1981. 375 с.
- Винниченко Е. Ф. Биологические особенности кормовых дикорастущих трав в условиях культуры в Карелии // Вопросы луговодства и растениеводства в Карелии. Петрозаводск, 1957. С. 48–108.
- Винниченко Е. Ф. Введение в культуру дикорастущих кормовых трав в Карельской АССР // Тр. Ботан. ин-та. 1959. Серия 6. Вып. 7. С. 196–197.
- Винниченко Е. Ф. Многолетние травы – основной источник кормов. Петрозаводск, 1967. 150 с.
- Винниченко Е. Ф., Винокурова А. И., Комулайнен А. А., Новицкая Ю. Е., Быстрова З. А. Введение в культуру дикорастущих трав. Петрозаводск, 1956. 63 с.
- Зайкова В. А. Динамика луговых сообществ. Л.: «Наука», 1980. 216 стр.
- Карельская АССР. М., 1956. 335 с.
- Коровина О. Н. Дикорастущие сородичи культурных растений Севера – ценный генофонд для селекции // С.-х. биология. 1983. № 7. С. 36–41.
- Кравченко А. В. К флоре Валаама // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 96–123.
- Кравченко А. В., Кутенков А. П., Сухов А. В. Заращение лугов заповедника «Кивач» древесно-кустарниковой растительностью и его влияние на флористическое разнообразие живого напочвенного покрова // Труды государственного природного заповедника «Кивач», Вып. 4. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. С. 55–78.
- Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М.: «Наука». 1976. 284 с.
- Лазарева И. П., Морозова Р. М. Почвы островов Валаамского архипелага // Природные комплексы Валаама и воздействие на них рекреации. Петрозаводск, 1983. С. 59–77.
- Лопатин В. Д. Краткий очерк луговой растительности северного Приладожья // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 20–59.
- Морозова Р. М., Лазарева И. П. Почвы и почвенный покров Валаамского архипелага. Петрозаводск, 2002. 170 с.
- Озера Карелии. Петрозаводск, 1959. 619 с.
- Победимова Е. Г., Гладкова В. Н. Флористические исследования на о. Валаам // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 4. С. 459–508.
- Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.
- Раменская М. Л. Луга западной Карелии // Вопросы луговодства и растениеводства в Карелии. Петрозаводск, 1957. С. 4–47.
- Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.
- Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Гос. Изд. Карельской АССР, 1958. 400 с.
- Распопов И. М., Вилинбахов В. Б., Горелова Э. М., Кириллова В. А. Ладога. Петрозаводск. 1969. 187 с.
- Романов А. А. О климате Карелии. Петрозаводск, 1956. 52 с.
- Ронконен Н. И., Кравченко А. В. Флористические особенности Валаама // Природные комплексы Валаама и воздействия на них рекреации. Петрозаводск, 1983. С. 33–59.
- Справочник по климату СССР. 1965. Вып. 3, ч. 2. Л., 1965. 343 с.
- Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. Т. 1. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1938. С. 429–647.
- Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Allgemeiner Teil. – Acta Soc. F. Fl. Fenn. 45 (1) 1916. P. 1–429.
- Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den gegenden nördlich vom Ladogasee. II. Spezieller Teil. – Acta Soc. F. Fl. Fenn. 45 (2) 1921. P. 1–491.

Глава 3. ФАУНА ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

3.1. ВИДЫ – ИНДИКАТОРЫ

Проблема сохранения биологического разнообразия в пресноводных экосистемах тесно связана с динамикой их структурно-функциональной организации. В настоящее время наблюдается деградация биотопов и экосистем, непосредственно связанная с различными формами антропогенного влияния и приводящая к сокращению или полному исчезновению многих гидробионтов. Среди организмов, обитающих в водоемах с разным уровнем антропогенной нагрузки, рыбы в силу биологических особенностей являются удобными объектами, позволяющими оценить процессы трансформации водных экосистем. Рыбы обладают длительным жизненным циклом и в связи с этим аккумулируют в себе информацию о состоянии водной среды на протяжении длительного времени. Они дают интегральное представление об экологическом состоянии водоема в целом или какой-либо ее части. Особое место среди них занимают сиговые рыбы. Они узко адаптированы к выживанию в экстремальных условиях и первыми реагируют даже на незначительные изменения в водоемах и служат индикаторами их состояния (Никольский, 1974; Решетников, 1980; Моисеенко, 1984; Кашулин, Лукин, 1992; Болотова, Зуянова, 1994; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002; Алимов и др., 2005; Кудерский, 2007).

Сиг *Coregonus lavaretus* (L.) относится к семейству сиговых – Coregonidae. В середине прошлого столетия в рамках этого вида было описано более 100 внутривидовых форм (Берг, 1949; Правдин, 1954). В последствии число подвидов было сокращено до 16 (Шапошникова, 1976), а затем до 6 (Решетников, 1980). В настоящее время считается общепринятым, что в Европе обитает только один вид сига *Coregonus lavaretus* с числом подвидов не более 6 (Решетников, 1980, 1995; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас..., 2002а; Решетников, Лукин, 2006).

В водоемах Карелии обитает обыкновенный сиг, представленный 4 подвидами: пыжьяновидным, малотычинковым, среднетычинковым и многотычинковым (Решетников, 1995). Сиг населяет все озера республики площадью более 100 км² и многие озера площадью 5–100 км². В озерах – ламбах менее 0,1 км² сиг не обнаружен. Ввиду большой пластичности он образует многочисленные экологические формы, которые различаются по темпу роста, возрасту созревания, плодовитости, характеру питания, местам и условиям нереста, образу жизни. Одни всю жизнь живут в озере, другие нагуливаются в озере или море, а на нерест идут в реки. Высокую численность имеют сиви мало и среднетычинковые, низкую – многотычинковые. Часто в одном водоеме сиг представлен двумя и более формами. В крупных водоемах (Ладога, Онега, Имандра) число таких форм может достигать до 4–9 (Правдин, 1954; Решетников, Лукин, 2006; Лукин и др., 2008). Репродуктивная изоляция, у отдельных экологических форм сига в водоемах достигается различиями в местах и сроках нереста. Максимальный возраст сигов оценивается в 20 лет при массе до 6 кг (Решетников, 1980).

Сиг – ценный промысловый вид (рис. 1). Численность его (особенно озерно-речных форм) в водоемах Карелии повсеместно сокращается. В 1970–90-е без учета любительского рыболовства промышленный вылов сига в Карелии составил 100–250 т/год, в 1999–2008 гг. – в среднем не более 50 т/год. Основная доля уловов приходится на Онежское и Ладожское озера, Топо-Пяозерское водохранилище (Государственный доклад..., 2001–2009). Основными причинами снижения вылова и численности сига являются эвтрофирование водоемов и нерациональная эксплуатация его запасов, особенно в нерестовый период.

Исследованиями установлено, что сиви вылавливаются преимущественно в период нерестовых миграций и на местах нереста, что приводит к глубоким изменениям в структуре популяций – их «омоложению» и преобладании неполовозрелых и впервые нерестующих особей. Такая возрастная структура ведет к уменьшению общей популяционной плодовитости, снижению эффективности нереста и ухудшению качества потомства. В результате численность сиговых рыб с осенним нерестом и длительным инкубационным периодом повсеместно сокращается. В то же время, преимущество получают рыбы с весенним нерестом и коротким периодом инкубации – корюшка, окуневые и карповые виды (Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002).



Рис. 1. Многотычинковый сиг озера Тумас

На популяции сигов большое влияние оказывает эвтрофирование водоемов. Это естественный процесс «старения» водных экосистем, определяемый избытком биогенных элементов и как следствие, продукцией органического вещества. Это приводит к увеличению биомассы фито и зоопланктона и благоприятно сказывается на росте и нагуле сиговых рыб. Вместе с тем, усиленное образование детрита, заиление нерестилищ, неблагоприятные кислородные условия в зимний период и выедание икры сигов беспозвоночными, вызывают повышенную гибель икры, в период длительной осенне-зимней инкубации, что отрицательно сказывается на условиях их воспроизводства (Титова, 1973; Стерлигова, Павловский, 1984; Стерлигова и др., 2002). В водоемах часто попадаются особи с не выметанной икрой, и это, как отмечает ряд авторов, является ответной реакцией воспроизводительной системы самок на резкие изменения внешних условий (Решетников и др., 1982; Моисеенко, 1984; Кашулин и др., 1999).

На Европейском Севере еще сохраняются условия для естественного воспроизводства сиговых рыб, но очень низка эффективность процесса выживания (10–11 %). В большинстве водоемов других частей европейского ареала, особенно в Польше, Прибалтике, Германии, Франции, в связи с их эвтрофированием, наблюдается тот же эффект – резко ухудшились условия воспроизводства, и гибель икры сиговых в природе достигает 90 % и более, т. е. эти рыбы могут исчезнуть полностью (Salojarvi, 1982; Zuromska, 1982 и др.). Снижение отрицательного влияния деятельности человека на водные экосистемы является одним из возможных путей сохранения сиговых рыб.

Проведенный анализ состояния популяций сигов показал, что такие их характеристики как, возраст, сроки наступления половой зрелости, пропуски нереста, являются достаточно специфическими показателями при определении уровня антропогенного воздействия и могут быть использованы для биоиндикации водных экосистем и мониторинга окружающей среды.

3.2. РЕСУРСНЫЕ ВИДЫ

Среди водных биоресурсов ведущая роль принадлежит рыбным запасам. Сырьевая база российского рыболовства включает в себя ресурсы пресных водоемов, внутренних и окраинных морей, открытых районов Мирового океана.

В Республике Карелия промышленный лов рыбы ведется на ряде крупных водоемах: Белое море, Онежское, Ладожское озера, Выгозеро, Водлозеро и др. Многие малые и средние озера Карелии не охвачены промыслом в силу удаленности от населенных пунктов. На пресных водоемах промысел ориентирован главным образом на добычу таких видов как: ряпушка, корюшка, судак, окунь, лещ, щука, налим, плотва, ерш (рис. 2, 3).

Европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.), рыба семейства сиговых. Широко распространенный вид в озерах и водохранилищах Европейской части России, относящихся к бассейнам Балтийского, Белого и Баренцева морей. На востоке ареала (бассейн р. Печора) встречается совместно с сибирской ряпушкой *Coregonus sardinella*, где образует гибридные формы (Берг, 1948; Решетников, 1980; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас..., 2002a). По современным представлениям подвидов нет, вместе с тем выделяют мелкую и крупную форму европейской ряпушки. В Ладожском и Онежском озерах обитают крупные формы – рипус и килец (Покровский, 1953; Потапова, 1978).

В пределах бывшего СССР зарегистрировано около 500 озер, населенных ряпушкой. В границах современной России их насчитывается менее 400. Большинство из них находится на территории Карелии (Герд, 1949), и не менее чем в 60 из них встречается крупная форма ряпушки (Потапова, 1978).

Ряпушка относится к числу основных промысловых рыб во внутренних водоемах Карелии. Кроме того, для ряда ценных хищников (лосось, форель, паляя, судак и др.) служит основным кормом. В период максимально интенсивного промысла (50-е гг. прошлого столетия) на ее долю приходилось до 30–40 % или 650–1100 т, а наибольший вылов достигал 1400 т (Озера Карелии, 1959). За последние 10 лет добыча ряпушки не превышала 550 т (табл. 1, 2). Основная часть ее вылавливается в Онежском и Ладожском озерах. На многих малых и средних озерах ведется интенсивный любительский лов ряпушки. Крупные формы – рипус и килец, также используются промыслом, но отдельно в статистике вылова учитываются далеко не полностью. Так, рипус, добываемый в северной части Ладожского озера, практически не значится в статистических данных, хотя в целом по озеру его вылов за 1966–1991 гг. составлял от 90 до 630 т, в среднем около 250 т или 4,5 % общего годового улова (Дятлов, 2002). Вылов кильца в Онежском озере не превышает 5–10 т в год (не более 0,3 % в общем улове) (Бабий, Сергеева, 2003).

Корюшка *Osmerus eperlanus* (L.), рыба семейства корюшковых. В Карелии обнаружена в 70 озерах, из них 36 принадлежат к Онежскому бассейну, 26 – к Беломорскому и 8 – к Ладожскому. Северной границей ее распространения в Карелии являются озера Паанаярви, в России – Имандра (Мурманская область) (Смирнов, 1977; Shustov et al., 2000).

В Карелии обитает две группы корюшки – проходная (беломорская) и пресноводная (европейская и снеток). Снеток отмечен только в Водлозере (Герд, 1949).

Корюшка является объектом интродукции, ее вселяли в оз. Селецкое, Маслозеро, Елмозеро, Сегозеро. Отмечаются случаи саморасселения по озерно-речным системам (Пялозеро, Сямозеро, Выгозеро) (Александрова, 1959; Гуляева, 1967; Стерлигова, Ильмаст, 2009).

В Карелии корюшка – основная промысловая и довольно многочисленная рыба. В Онежском озере в 2008 г. ее было выловлено 895 т или 50 % от общего улова, в Ладожском озере, соответственно – 260 т или 34 %. Общий вылов корюшки в 2008 г. на внутренних водоемах Карелии составил 1200 т или 40 %.

Судак *Sander lucioperca* (L.), рыба семейства окуневых. Естественный ареал судака охватывает почти все крупные водные экосистемы Балтийского, Черного, Каспийского и Аральского морей. До середины XX века северная граница его распространения доходила до Полярного круга в Швеции и Финляндии (Pethon, 1989). В России он обитает в европейской части от Карелии (63° с.ш.) до Закавказья (Берг, 1949; Кудерский, 1964; Попова, 2002). Ареал судака значительно расширился после строительства каналов, водохранилищ и проведения акклиматизационных работ. В

Европе его интродуцировали в Англии, Франции, Германии, Швеции. В России, главным образом в водоемы Сибири (Богущая, Насека, 1996; Иоганзен, Петкевич, 1961; Лужин, 1959).

В пределах естественного ареала судака расселяли и в водоемы, где он ранее отсутствовал: некоторые водоемы Карелии, Вологодской, Архангельской областей (Кудерский, 1964; Петрова, 1985; Зуянова, 1989; Новоселов, 2000; Попова, 2002).



Рис. 2. Промышленный лов рыбы на оз. Сямозеро



Рис. 3. Уловы в летний период (Сямозеро)

Т а б л и ц а 1
Вылов рыбы (т) на пресных водоемах Республики Карелии в 2008 г.
(Государственный доклад..., 2009)

Водоем	Виды рыб																			Итого
	Лосось	Палия	Сиг	Судак	Ряпушка	Корюшка	Щука	Лещ	Плотва	Налим	Окунь	Ерш	Колюшка	Язь	Уклейка	Густера	Синец	Хариус	Кумжа	
Онежское	5,07	3,27	19,17	21,37	384,48	894,47	20,07	43,0	40,23	94,12	129,56	74,17	46,48	–	–	–	–	–	–	1775,5
Ладожское	–	16,39	28,45	131,05	116,85	258,65	11,56	18,46	60,01	14,03	89,84	7,24	0,9	5,44	3,5	4,6	–	–	–	767,03
Выгозеро	–	–	0,56	3,34	7,78	1,47	3,09	5,94	5,12	5,89	6,33	0,84	–	0,15	–	–	–	–	–	40,56
Сегозеро	–	0,02	0,08	–	0,14	0,17	0,03	0,05	0,25	0,12	0,33	0,04	–	0,02	–	–	–	–	–	1,278
Сямозеро	–	–	0,89	2,85	0,77	4,52	1,24	5,46	8,37	1,49	5,71	2,93	–	–	0,17	–	–	–	–	34,45
Водлозеро	–	–	1,01	31,41	3,43	3,58	19,54	25,73	26,76	16,66	30,29	19,24	–	2,41	–	4,91	31,03	–	–	216,01
Топо- Пяозерское вдхр.	–	1,16	8,52	–	11,18	1,06	5,65	0,62	2,96	5,82	3,93	0,77	–	0,5	–	–	–	0,6	0,67	43,50
Прочие вдхр.*	–	–	1,79	0,67	10,18	1,11	1,56	2,18	2,82	0,56	5,08	0,47	–	–	–	–	–	–	–	26,48
Прочие озера**	–	–	2,38	0,47	9,68	27,0	3,82	1,07	3,76	1,53	8,96	0,11	–	–	–	–	–	–	–	58,84
Всего	5,07	20,84	62,85	191,16	544,49	1192,03	66,56	102,51	150,28	140,22	280,03	105,81	47,38	8,52	3,67	9,51	31,03	0,6	0,67	2963,6

* – Иовское, Ондозеро, Пальозеро, Янисъярви, Ведлозеро, Сандал, Сундозеро, Пялозеро.

** – Тикшозеро, Нюк, Кимас, Кереть, Лоухское, Энгозеро, Селецкое, Маслозеро, Елмозеро, Гимольское, Лижмозеро, Кед-розеро, Сумозеро, Пулозеро, Укшозеро, Кончезеро, Петрозеро, Космозеро, Путкозеро, Суоярви, Салонъярви, Коткозеро, система озер р. Лендерки.

Т а б л и ц а 2
Вылов рыбы (т) в пресных водоемах Республики Карелии
(Государственный доклад..., 2000–2009)

Виды рыб	Годы									
	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
Промышленное рыболовство										
Сиг	36,54	45,04	79,8	57,8	27,4	37,26	43,874	65,9	53,5	53,9
Судак	128,02	147,21	107,7	109,8	116,3	143,855	158,046	176,1	163,2	177,8
Лещ	19,32	28,92	32,9	43,2	51,2	52,995	64,509	78,5	74,7	80,3
Ряпушка	173,75	148,09	93,8	305,2	291,6	256,045	377,638	549,4	494,8	441,4
Лосось	1,68	3,12	1,6	0,1	0,07	–	0,005	–	–	–
Прочие виды	572,36	1048,81	1409,4	1370,4	1266,8	1342,342	1461,592	1682,1	1632,3	1746,0
Итого	931,10	1421,19	1724,2	1886,5	1753,3	1832,497	2105,664	2552,0	2418,1	2499,4
Другие виды рыболовства										
Итого	–	–	–	520,9	337,7	329,3	483,63	200,0	542,8	464,18
Всего	931,1	1421,19	1724,2	2407,4	2091,0	2161,797	2589,294	2752,0	2961,3	2963,6

В Карелии насчитывается более 60 тысячи озер и только в 20 из них, расположенных в основном в южной части, обитает судак (Озера Карелии, 1959; Кудерский, 1964; Петрова, Кудерский, 2006).

В результате интродукции (вселено около 2 млн. экземпляров разновозрастного судака и 1,2 млн. штук икры), судак появился в озерах: Выгозеро, Сегозеро, Ондозеро, Ведлозеро, Янисъярви, Суоярви, Пальозеро, в некоторых из них ведется его промышленный лов (Кудерский и др., 1990). В других озерах (Гимольское, Энгозеро, Сундозеро) он ловится единично. Самой северной границей обитания судака является Энгозеро (Лоухский район, 66° с.ш.).

Судак – ценный объект промысла и спортивного рыболовства. Общий учтенный промышленный вылов судака в Карелии за период с 1999 г. по 2008 г. составил в среднем 143 т/год (табл. 2). Основная доля улова более 80 % приходится на Ладожское озеро, на Онежское озеро – 14 %, на все остальные водоемы – 6 %. Анализ многолетних данных показал, что промышленный вылов судака по годам носит циклический характер, что связано как с урожайностью его поколений, так и с разными орудиями лова.

Судак – один из немногих хищников, запасы которого поддерживаются естественно без каких-либо затрат. Он необходимый хищник в водоёмах, способствующий регулированию численности корюшки, мелкого окуня, плотвы и дающий продукт высокого качества.

Окунь *Perca fluviatilis* L., рыба семейства окуневых. Самый распространенный и массовый вид. Встречается почти во всех реках и озерах, обитает также в опресненных частях заливов Белого моря. В некоторых лесных озерах – это единственный представитель ихтиофауны. В больших озерах образует две экологические формы: мелкую, медленно растущую, обитающую в прибрежной зоне и крупную, быстрорастущую, живущую на глубинах (Покровский, Новиков, 1959).

Окунь – промысловый вид, на его долю приходится около 8 % общего вылова. Основная доля уловов приходится на Онежское и Ладожское озера, около 200 т в год (табл. 1). Излюбленный объект любительского рыболовства. Во многих водоемах запасы окуня недоиспользуются.

Ерш *Gymnocephalus cernuus* (L.), рыба семейства окуневых. Широко распространенный в Карелии вид, обитает повсеместно за исключением сильно гумифицированных водоемов, встречается в опресненных частях заливов Белого моря (Озера Карелии, 1959; Покровский, 1977). Стайная придонная рыба, обитает в озерах и реках с замедленным течением, предпочитает чистую воду.

В промысловом отношении ерш большой ценности не представляет. Однако его вылов на внутренних водоемах достигает 100 т в год или около 4 % общего вылова рыбы, основная доля приходится на Онежское, Ладожское озера и Водлозеро (табл. 1).

Щука *Esox lucius* L., рыба семейства щуковых. Широко распространенный вид, обитает повсеместно, встречается в опресненных частях заливов Белого моря. Щука населяет все типы водоемов, держится обычно в прибрежной зоне, в зарослях водной растительности, избегает быстрого течения.

Щука – ценный промысловый вид, ее доля в уловах составляет 2–3 % (около 60 т в год). Основная доля уловов приходится на Онежское, Ладожское озера, Водлозеро (табл. 1). Ловится в течение всего года, наибольшие уловы приходятся на весенний период. Объект спортивного и любительского рыболовства.

Налим *Lota lota* (L.), рыба семейства налимовых. Широко распространен в пресных водоемах Карелии. Любит чистые холодные воды, держится обычно у дна, предпочитает каменистые и песчаные грунты. Наибольшую активность проявляет при низких температурах. В Карелии представлен озерной и озерно-речной формами.

Налим – промысловый вид, на его долю приходится около 5 % общего вылова рыбы (100–140 т в год). Основная доля уловов приходится на Онежское, Ладожское озера, Водлозеро (табл. 1). В некоторых крупных внутренних водоемах на его долю приходится 10–15 % вылова (Выгозеро, Топозеро, Пяозеро). В большинстве озер запасы налима недоиспользуются.

Плотва *Rutilus rutilus* L., рыба семейства карповых. В Карелии обитает практически повсеместно. Населяет все типы водоемов: ручьи, реки, озера, иногда встречается в Белом море. Стайная многочисленная рыба, особенно в южной и средней Карелии. Очень неприхотлива к условиям обитания. Численность регулируется естественной смертностью, в малой степени выловом. В озерах предпочитает прибрежные мелководные участки, богатые водной растительностью, открытых глубоких плесов избегает; в реках чаще встречается на медленном течении.

В большинстве водоемов Карелии плотва следующий после окуня самый массовый вид. Она относится к второстепенным объектам промысла, но играет важную роль в местном рыболовстве. Общий вылов плотвы с учетом любительского лова, составляет не менее 150–200 т в год.

Лещ *Abramis brama* (L.), рыба семейства карповых. Встречается на всей территории Карелии, наиболее многочислен в озерах, водохранилищах и реках ее южной и средней части. В бассейне Белого моря распространен не столь широко, хотя населяет даже такие крупные северные озера, как Топозеро, Пяозеро, Кереть. Изредка встречается в наиболее опресненных участках заливов Белого моря. Обычен в Онежском, Ладожском озерах и в других водоемах бассейна Балтийского моря, а также в озерах Ондозеро и Выгозеро (бассейн Белого моря). Далее на севере численность леща значительно сокращается.

Наиболее ценная промысловая рыба семейства карповых. Добывается круглый год. Важный объект любительского рыболовства. За последние десять лет (1999–2008 гг.) промысловый вылов леща колеблется от 20 до 80 т в год. В последние три года, он стабилизировался на уровне 75–80 т (табл. 2).

Заключая обзор, следует констатировать, что основная доля вылова рыбы в Карелии приходится на Онежское и Ладожское озера. Наибольшей численностью обладают ряпушка и корюшка, которые обеспечивают до 65 % промышленных уловов рыбы. Общая величина промысловых запасов рыб во

внутренних пресноводных водоемах оценивается в 52–55 тыс. т., из них 34 тыс. т. находятся в постоянной промысловой эксплуатации (Государственный доклад..., 2000–2002). Анализ данных рыбопромысловой статистики показал, что учтенный вылов за последние 10 лет колеблется от 930 (1999 г.) до 2964 т (2008 г.) и при этом в последние годы показатели вылова рыбы несколько выровнились и находятся в пределах 2–3 тыс. т (рис. 4, табл. 2). В 2008 г. на пресных водоемах промышленный вылов составил 2500 т рыбы или 57 % от выделенной квоты. В республике широко распространен любительский и спортивный лов рыбы. Объемы вылова по нелегальному любительскому рыболовству на пресных водоемах оцениваются в 550 т. в год, при этом около 50 % приходится на период зимнего подледного лова рыбы.

В современных условиях на численность ценных видов рыб значительное влияние оказывает как целенаправленный лов, так и эвтрофирование водоемов. Существенное ухудшение условий воспроизводства осеннее-нерестующих видов (сиговых и лососевых) в связи с заиливанием нерестилищ при длительной инкубации икры (5–6 месяцев) привели к сокращению их численности. Весеннее-нерестующие рыбы (карповые, окуневые, корюшка) в силу своих биологических особенностей (короткий период инкубации икры 1–3 недели, высокая воспроизводительная способность, толерантность к условиям обитания) обладают значительным продукционным потенциалом. В ресурсном плане запасы данных видов рыб высоки, но они используются не достаточно.

3.3. ВИДЫ – ВСЕЛЕНЦЫ

Проникновение новых видов в водные экосистемы стало одной из актуальных экологических проблем последних десятилетий для многих водоемов России. Исследования показали, что новые виды, вступая в контакты с аборигенными видами, могут существенно изменить структуру биоценозов, и привести к серьезным экологическим и экономическим последствиям (Алимов и др., 2000, 2004; Павлов и др., 2001; Дгебуадзе, 2002, 2003).

Вселение и распространение аборигенных и новых видов рыб в водоемы Карелии проходило разными путями: рыбоводно-акклиматизационные мероприятия, саморасселение видов по озерно-речным системам и случайный занос (Новиков, 1939; Мельянцев, 1954; Кудерский, 2001, 2006; Салтуп, 1967; Кудерский, Сонин, 1968; Стерлигова, Ильмаст, 2009).

Рыбоводно-акклиматизационные работы в Карелии

Ихтиофауна Карелии насчитывает в своем составе более 100 видов круглоротых и рыб, среди них около 50 пресноводных видов. Природные условия края весьма благоприятны для обитания здесь хозяйственно ценных видов: лосося *Salmo salar*, палии *Salvelinus lepechini*, сига *Coregonus*

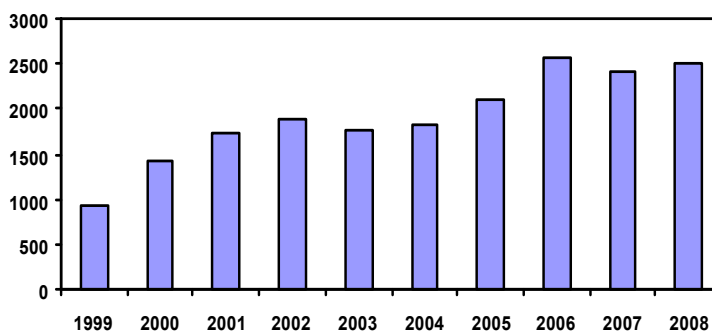


Рис. 4. Динамика промышленного лова рыбы в пресных водоемах Карелии.

По оси абсцисс – годы, по оси ординат – вылов рыбы, тонн

lavaretus, ряпушки *C. albula*, судака *Sander lucioperca*, леща *Abramis brama*, щуки *Esox lucius* и налима *Lota lota*. Однако, во многих водоемах Карелии, преобладают ерш *Gymnocephalus cernuus*, окунь *Perca fluviatilis*, плотва *Rutilus rutilus*, уклейка *Alburnus alburnus*.

С целью повышения продуктивности водных экосистем и улучшения качественного состава ихтиофауны еще в 1927 г. начались работы по интродукции ценных видов рыб. Первый рыбоводный пункт по сбору и инкубации икры лосося и сига Онежского озера был организован на р. Суне. Рыбоводные работы осуществляли по двум направлениям: расселение местных, ценных видов рыб и интродукция новых видов из других регионов страны. Аборигенными видами были: палия, крупная форма европейской ряпушки, европейский хариус *Thymallus thymallus*, судак, корюшка *Osmerus eperlanus* и лещ. Из других регионов страны в водоёмы Карелии вселяли: осетра *Acipenser baerii* – из водоёмов Сибири, стерлядь *A. ruthenus* – из Северной Двины, радужную форель *Parasalmo mykiss* – из водоёмов Северной Америки, форель *Salmo ischchan* – из оз. Севан, белорыбицу *Stenodus leucichthys leucichthys* – из Волги, нельму *S. leucichthys nelma* – из р. Кубена, горбушу *Oncorhynchus gorbuscha* – из водоёмов Камчатки, омуля *C. autumnalis* – из оз. Байкал, пелядь *C. peled*, чира *C. nasus* и муксуна *C. muksun* – из водоёмов Сибири, сига *C. lavaretus* – из Чудского озера, угря *Anguilla anguilla* – из Балтийского моря, карпа (сазана) *Cyprinus carpio* – из Волги и рыбхозов России, сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus* (табл. 3).

Таблица 3
Расселение рыб в водоемах Карелии

Виды	Пути появления		
	расселение аборигенных видов Карелии	интродукция новых видов	саморасселение
<i>Acipenser baerii</i> Brandt – сибирский осетр		+	
<i>A. ruthenus</i> L. – стерлядь		⊕*	
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walb.) – горбуша		⊕	
<i>Salvelinus lepechini</i> (Gmel.) – палия	⊕		
<i>Salmo ischchan</i> Kessl. – севанская форель		+	
<i>Parasalmo mykiss</i> (Walb.) – радужная форель, микижа		+	
<i>Coregonus albula</i> (L.) – европейская ряпушка	⊕		
<i>C. autumnalis</i> (Pall.) – омуль		+	
<i>C. lavaretus</i> (L.) – сиг		⊕*	
<i>C. muksun</i> (Pall.) – муксун		+	
<i>C. nasus</i> (Pall.) – чир		+	
<i>C. peled</i> (Gmel.) – пелядь		+	
<i>Stenodus leucichthys</i> (Güld.) – белорыбица, нельма		+	
<i>Thymallus thymallus</i> (L.) – европейский хариус	+		
<i>Osmerus eperlanus</i> (L.) – корюшка	⊕		⊕
<i>Anguilla anguilla</i> (L.) – угорь		+	
<i>Abramis brama</i> (L.) – лещ	⊕		
<i>Cyprinus carpio</i> L. – карп		⊕*	
<i>Catostomus catostomus</i> (Forst.) – сибирский чукучан		⊕*	
<i>Sander lucioperca</i> (L.) – судак	⊕		
<i>Platichthys flesus</i> (L.) – камбала			+

Примечание: ⊕ – натурализовавшийся вид, * – редко встречающийся вид.

Зарыбление водоёмов проводили икрой, личинками, сеголетками и особями разного возраста. Мы вернулись к обсуждению этой проблемы потому, что большинство статей по данному вопросу были опубликованы 30–50 лет назад, в период ограниченного антропогенного воздействия на водные экосистемы (Новиков, 1939; Бурмакин, 1963; Маханькова, 1964; Кудерский 1967). В них не рассматривалось влияние новых видов на водные экосистемы Карелии, поскольку их биологические особенности были недостаточно изучены и не определена их роль в экосистемах.

Анализ данных по акклиматизации водных объектов показал, что вселение гидробионтов в водоёмы приводит к разным последствиям, что получило неоднозначную оценку специалистов (Northcote, 1991; Горелов, 2000; Дгебуадзе, 2000; Строганова, Задоев, 2001; и др.).

Расселение аборигенных видов Карелии

Для повышения продуктивности водных экосистем в Карелии расселяли довольно много местных ценных видов рыб – палию, крупную форму ряпушки, хариуса, судака, леща; а для улучшения кормовой базы хищных видов рыб еще и корюшку.

Палия *Salvelinus lepechini* (Gmel.) обитает в крупных (Ладожское, Онежское) и средних (Топозеро, Пяозеро, Сегозеро) озёрах Карелии (Мельянцев, 1958). Ещё в XIX веке монахи Валаамского монастыря для увеличения численности палии занимались её разведением в Ладожском озере (Игумен Гавриил, 1898; Мельянцев, 1958). Эти работы продолжались до 1939 г.; всего в Ладогу было выпущено около 380 тыс. личинок палии (Персов, Яндовская, 1940). Эти работы возобновились в 1959–1960 гг., когда было выпущено еще 370 тыс. личинок палии. С 1980 по 2000 гг. в озеро выпустили 875 тыс. сеголеток. В настоящее время уловы палии в Ладожском озере достигли уровня 1960-х годов и составили в среднем 10 т в год (Титенков, 1968; Дятлов, 2002). Промысловый возврат в 2002 г. составил около 17 %, что говорит о высокой эффективности искусственного воспроизводства палии в данном водоёме (Китаев и др., 2005).

В 1932 г. личинок палии из Онежского озера выпускали в р. Суна (31 тыс. экз.) и оз. Сандал (18 тыс. экз.), в 1949 г. – в Сямозеро (60 тыс. экз.). В настоящее время в этих водоёмах палия не отмечена.

В 1974–1985 гг. сеголетков, годовиков и двухлетков палии (226 тыс. экз.) с Кемского рыбного завода было выпущено в Мунозеро. Осенью 2005 г. в северной части водоёма в сети выловлено 2 экз. молоди длиной 15,4 и 15,8 см, и массой 23,6 и 41,2 г, т. е. в водоёме палия прижилась, хотя численность ее незначительна.

Обзор работ по разведению палии в озёрах Европы и Северной Америки (Maitland, 1995) показал, что к концу XX века естественные популяции палии отмечены в 5000 озёрах и в 1082 водоёмах палия появились в результате рыбоводных работ.

Крупная форма ряпушки *Coregonus albula* (L.) обитает в 62 водоёмах Карелии (Потапова, 1978). Способность этой формы к обитанию и размножению на твёрдых и мягких грунтах в широком диапазоне глубин (от 3 до 30 м), определили весьма значительные масштабы ее расселения в водоёмы республики. Зарыбление озёр проводили икрой и личинками. Проведённые нами исследования 2003–2006 годов в южной Карелии (Вашозеро, Мунозеро, Кончозеро, Пертозеро, Урозеро) показали, что она успешно натурализовалась. Если раньше в этих озёрах доминировал в один поток веществ и энергии: бентос – рыбы бентофаги – хищные рыбы, то в настоящее время добавился еще один: планктон – ряпушка – хищные рыбы (Стерлигова, Ильмаст, 2005; Ильмаст, Стерлигова, 2006).

Судак *Sander lucioperca* (L.) обитает в 20 озёрах Карелии, преимущественно в её южной части (табл. 4). Первые работы по расселению судака начались в 1948 г., когда из Онежского озера его вселили в Выгозеро. Позднее рыбоводные работы были продолжены еще на 14 водоёмах Карелии: Павшольское (1962 г.), Кончозеро (1964 г.), Гимольское (1961, 1962, 1964, 1971–1978 гг.), Сегозеро (1954–1956, 1968–1971, 1973–1983 гг.), Янисъярви (1960, 1961, 1963, 1965–1971 гг.), Пальозеро (1986 г.), Ведлозеро (1959, 1964 г.), Сундозеро (1965–1970 гг.), Суоярви (1963–1967 гг.), Ондозеро (1970–1980 гг.), Лижмозеро (1983–1987 гг.), Сумозеро (1987–1990 гг.), Лексозеро (1988–1990, 1993–1995 гг.), Энгозеро (2001–2005 гг.). За исключением оз. Энгозеро, расположенного в северной части Карелии (66° с.ш.), остальные водоёмы находятся в её средней части (до 64° с.ш.). Маточными водоёмами служили крупные озёра Карелии: Онежское, Ладожское, Сямозеро, а с 1968 г. – и Выгозеро. Всего было вселено около 2 млн. особей судака разного возраста и 1,2 млн. икринок. Положительные результаты вселения судака отмечены в 8 озёрах: Выгозеро, Сегозеро, Ондозеро, Ведлозеро, Янисъярви, Суоярви, Пальозеро и Энгозеро, где ведётся его промысловый лов (Кудерский и др., 1990). В двух озёрах (Гимольское и Сундозеро) судак встречается в уловах единично; в 4-х остальных не отмечен, что, вероятно, связано с ухудшением их гидрохимического и гидробиологического режимов, вызванным интенсивным антропогенным воздействием. Таким образом, судак прижился в 10 из 14 водоёмов и его ареал значительно расширился на север. По биологическим показателям (линейно-весовой рост, плодовитость, питание и т. д.) судак водоёмов-реципиентов близок к судaku из водоёмов-доноров (Онежское озеро, Сямозеро). Натурализация судака, наряду с получением

продукции высокого качества, способствует снижению численности в водоёмах мелкого окуня, плотвы и уклеи.

Корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) вселялась в водоёмы Карелии для улучшения кормовой базы хищных рыб. В 1950-х гг. из Онежского озера личинок корюшки выпускали в Сундозеро, где она успешно натурализовалась и достигла значительной численности (Александрова, 1959). Из Ладожского озера личинок корюшки вселяли в озёра Селецкое (1962–1965 гг., 118 млн. экз.), Маслозеро (1966–1970 гг., 245 млн. экз.) и Елмозеро (1971–1980 гг., 396 млн. экз.). Во всех этих озёрах она является основным объектом питания для щуки *Esox lucius*, налима *Lota lota* и палии. Таким образом, положительный результат получен во всех случаях вселения этого вида.

Таблица 4
Распространение судака в водоемах Карелии

Естественные популяции	
оз. Ладожское	оз. Тунозеро
оз. Онежское	оз. Пильмасозеро
оз. Сямозеро	оз. Миккельское
оз. Шотозеро	оз. Вагатозеро
оз. Крошнозеро	оз. Утозеро
оз. Вагвозеро	оз. Келкозеро
оз. Коткозеро	р. Шуя
оз. Водлозеро	р. Водла
оз. Укшозеро	р. Олонка
оз. Логмозеро	р. Илекса
Искусственно созданные популяции	
оз. Выгозеро	оз. Суоярви
оз. Сегозеро	оз. Пальозеро
оз. Ондозеро	оз. Энгозеро
оз. Ведлозеро	оз. Гимольское
оз. Янисъярви	оз. Сундозеро

Хариус *Thymallus thymallus* (L.) населяет многие реки и крупные озёра Карелии, является ценным объектом спортивного рыболовства, однако численность его невелика. Предпринимались попытки акклиматизации и искусственного разведения хариуса. В 1980–1983 гг. из Пяозера и Ладожского озера сеголеток и двухлеток хариуса (28,7 тыс. экз.) выпускали в Вешкельскую группу озёр, однако положительного результата эти работы не дали, вероятно, вследствие низкой жизнестойкости посадочного материала и практически полного выедания его хищными рыбами в водоёмах вселения (Зайцев, Юшкова, 1990).

Лещ *Abramis brama* (L.) широко распространен в водоёмах Карелии и имеет значительную численность в Ладожском озере, Сямозере, Крошнозере, Выгозере. Из этих озёр особей разного возраста вселяли в Мунозеро (1958, 1968–1971 гг. – 165 тыс. экз.), в Шалозеро (1959 г. – 0,17 тыс. экз.) и в Кончозеро (1964–1967 гг. – 10 тыс. экз.) (Кудерский, Сонин, 1968). В настоящее время леща в небольших количествах вылавливают в южной части Мунозера (Ильмаст, Кучко, 2007) и в Кончозере. По остальным озёрам данные отсутствуют.

Таким образом, результаты рыбоводных работ по расселению местных видов рыб – палии, судака, ряпушки, корюшки и леща – можно оценить как положительные. Исключением стали работы по вселению хариуса, который не прижился ни в одном из водоёмов, куда его выпускали.

Интродукция новых видов рыб

Байкальский и ленский осетры *Acipenser baerii* Brandt выпускались в Ладожское озеро в 1963–1974 гг. – около 32 тыс. экз. молоди массой от 1 до 9 г (Егельский, Степанова, 1972). В 1966–1968 гг. частота встречаемости вселенцев была значительной, однако позднее их численность снизилась (Дятлов, 2002). В 1979 г. молодь осетра массой 150–510 г периодически вылавливали в разных частях озера. Как отмечал Л. А. Кудерский (1983), натурализации осетровых рыб не

произошло, хотя и выпускалось достаточно большое количество посадочного материала. Основной причиной является отсутствие в водоёме условий для их естественного воспроизводства из-за зарегулирования стока рек. Другой причиной неудачных рыбоводных работ явился браконьерский лов, в результате которого осетровые были выловлены до достижения половозрелого состояния.

Стерлядь *A. ruthenus* L. – единственный представитель осетровых, постоянно живущий в пресной воде. Из Северной Двины в 1954 и 1962–1982 гг. было привезено и выпущено в р. Шуя 33 тыс. особей разного возраста. В настоящее время стерлядь изредка вылавливают в реке и в Онежском озере.

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в водоёмы Карелии была завезена икрой с рыбозаводов Дальнего Востока в 1950–1990-х гг. В результате этих работ она широко распространилась по рекам северо-западного побережья Белого моря, Кольского п-ова, Норвегии и Исландии; в настоящее время во всех этих водоёмах стала промысловым видом (Зубченко и др., 2004).

Радужная форель (микижа) *Parasalmo mykiss* (Walb.) обитает в водоёмах Камчатки, Северной Америки. Первые опыты по её разведению в Карелии были начаты в 1962 г., когда в Вешкельскую группу озёр было выпущено 1500 годовиков массой 5 г и 1500 двухгодовиков массой 70 г (Горбунова, Дмитриенко, 1964). Рыбы хорошо росли, но интенсивно выедались щукой вследствие её высокой численности. В 1965 г. для выращивания радужной форели в естественных условиях два озера (Хошкинъярви и Вагнаярви) были обработаны ихтиоцидом, удобрены известью, аммиачной селитрой и суперфосфатом. Зарыбление этих озёр дало положительные результаты (Арендаренко, 1968). Однако успешному выращиванию форели в озёрах препятствовал её скат по вытекающим рекам и мощный браконьерский лов. С 1968 г. и по настоящее время в Карелии проводятся работы по садковому выращиванию форели. Спустя 40 лет объёмы ее производства на 47 хозяйствах Карелии достигли 12000 т. В настоящее время в Российской Федерации Карелия стала лидером по производству товарной радужной форели в садках (Китаев и др., 2006; Стерлигова, Ильмаст, 2009).

Севанская форель *Salmo ischchan* Kessl. в 1960 гг. вселялась икрой в Онежское (3700 тыс. шт.) и Ладожское (2 тыс. шт.) озёра, а также сеголетками в Вешкельские озёра (20 тыс. шт.). Ни в одном из этих водоёмах в настоящее время она не отмечена.

Омуль *Coregonus autumnalis* (Pall.), чир *C. nasus* (Pall.), муксун *C. muksun* (Pall.), и пелядь *C. peled* (Gmel.) в водоёмы Карелии вселялись в основном для товарного выращивания. В 1960–1990 гг. икру омуля (17,7 млн. шт.) завезли из Байкала и выпустили в Вешкельскую группу озёр, в Янисъярви, Укшозеро и Онежское озеро. Помимо омуля, в Вешкельские озёра выпускали завезённую из водоёмов Сибири икру чира (235,6 млн. шт.), муксуна (1,4 млн. шт.) и пеляди (93,4 млн. шт.). Икру пеляди выпускали также в Крошнозеро (0,58 млн. шт.), Водлозеро (0,53 млн. шт.), Насоновское (10,8 млн. шт.), Гимольское (0,3 млн. шт.) и Онежское озеро (0,53 млн. шт.). В 1970 г. в южной Карелии были созданы маточные стада пеляди. Она успешно приживалась в небольших и мелких озёрах, специально подготовленных химическим методом для посадки, чтобы снизить конкуренцию со стороны рыб-аборигенов. В 1970–1980 гг. пелядь вылавливали в значительных количествах (десятки тонн), но в 1990 г. она исчезла из уловов. По нашим наблюдениям, пелядь скатилась по озёрно-речным системам в крупные озёра, где стала объектом питания хищных рыб. В настоящее время чир, муксун, омуль и пелядь в озёрах Карелии не обнаружены.

Нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Guld.) распространена в реках Северного Ледовитого океана – Онега, Поное и Кубена. С 1961 по 1965 г. личинок (1140 тыс. экз.) и сеголеток (142 тыс. экз.) нельмы вселяли из р. Кубена в Вешкельские озёра. В водоёмах вселения нельма не отмечена.

Белорыбца *S. leucichthys leucichthys* (Guld.) обитает в бассейнах Волги и Урала. В 1932–1933 гг. её икру (478 тыс. шт.) вселяли в Онежское озеро. Положительных результатов данные работы не дали.

Чудской сиг *C. lavaretus* (L.) обитает в Чудском и Псковском озёрах; он расселён в более 150 водоёмах России. В 1980-х гг. этого сига вселяли в Сямозеро, где он прижился и встречался в уловах вместе с сямозерским многотычинковым сегом. В 1990-х гг. водоём подвергся значительному эвтрофированию, что привело к заилению нерестилищ сиговых рыб и практически к их уничтожению. В последние годы оба эти сига в Сямозере имеют низкую численность, чудской сиг встречается единично.

Карп (сазан) *Cyprinus carpio* L. населяет пресные и солоноватые воды бассейнов Чёрного, Азовского, Каспийского Средиземного, Северного и Балтийского морей. В Карелии в 1960–1970-е и 1990-е гг. карпа вселяли в малые Вешкельские озера, всего выпущено 620 тыс. личинок, 25 тыс. сеголеток и 137 тыс. годовиков. Карп в этих озёрах натурализовался, но встречается редко.

Сибирский чукучан *Catostomus catostomus rostratus* (Forst.) появился в Ладожском озере в результате рыбоводных работ, которые проводились в его бассейне (Первозванский, 1999), однако встречается крайне редко.

Угорь *Anguilla anguilla* (L.) в 1963 г. личинками выпускался в Святозеро (112 тыс. экз.), Лижемское (58 тыс. экз.) и Пелдожское (60 тыс. экз.) озёра. Из Святозера угорь по озёрно-речной системе проник в Сямозеро, где с 1975 по 1980 г. встречался в промысловых уловах. В настоящее время угорь в озёрах не обнаружен.

Таким образом, работы по интродукции ценных видов рыб из других регионов страны в большинстве случаев не привели к их натурализации в водоёмах Карелии. Единственный вид, сформировавший сравнительно многочисленную популяцию, – горбуша.

Саморасселение гидробионтов в водоёмах Карелии

В проблеме инвазии рыб особое место занимают исследования вновь создаваемых популяций, анализ их адаптаций к системе уже сложившихся взаимоотношений в водоёме и изменчивости основных параметров вида в условиях новой системы (Алимов и др., 2000, 2004).

Корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) впервые была зарегистрирована в Сямозере в 1968 г. Существует две версии её проникновения в озеро. По мнению В. К. Осиповой (1972), икра корюшки могла быть занесена на промысловых орудиях лова из Онежского озера. Сямозерские рыбаки с 1965 по 1967 г. неводами проводили весенний лов нерестовой корюшки на Онежском озере. Возвратившись на Сямозеро и не просушив орудия лова, в которых могла быть икра корюшки (инкубационный период ее длится, в зависимости от температуры воды 15–28 сут.), они использовали их на данном водоёме. Согласно второй версии личинки ладожской корюшки могли оказаться в Сямозере в результате небрежности, допущенной рыбоводами при транспортировке посадочного материала. Сравнение морфологических признаков корюшки Сямозера с корюшкой Онежского и Ладожского озёр показало, что она ближе к корюшке Ладожского озера (Стерлигова, Егорова, 1975; Кудерский, 1976; Стерлигова, 1979). Для установления происхождения корюшки в Сямозере были проведены исследования генетической изменчивости методом ПЦР-ПДРФ мтДНК. Сравнение выборок корюшки Сямозера с возможными донорскими популяциями из Финского залива и Ладожского озера показало, что корюшка Сямозера обладает высоким уровнем разнообразия мтДНК и довольно существенно отличается от популяций проходной корюшки из Финского залива и жилой корюшки Ладожского озера (Гордеева и др., 2005). Следует провести дополнительные сравнительные генетические исследования корюшки из Онежского озера и восточной части Финского залива.

Многолетние исследования на Сямозере показали, что корюшка внесла значительные изменения, как в рыбную часть сообщества, так и в экосистему водоёма (Стерлигова, 1979; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002). Основной поток веществ и энергии пошёл по планктонному пути, с заменой ценного планктофага ряпушки на корюшку. Корюшка практически вытеснила из водоёма ряпушку путём выедания её личинок. Подтверждается мнение многих исследователей (Николаев, 1979; Решетников и др., 1982; и др.), что значительный негативный эффект оказывает вселение и случайное проникновение новых видов, особенно хищников, которые представляют угрозу для аборигенных сообществ. В целом, появление новых видов может привести к неоднозначным результатам (включая угрозу биоразнообразию), и это зависит от особенностей водоёма, видовой структуры сообществ, уровня антропогенного воздействия (Решетников, Шатуновский, 1997).

В ряде случаев саморасселению рыб в Карелии способствовали рыбоводные работы. Так в 1950-х гг. сотрудники Карельской производственно-акклиматизационной станции выпускали личинок корюшки в Сундозеро. Данный вид по озёрно-речной системе проник в Пяозеро, где успешно натурализовался и достиг промысловой численности (Александрова, 1959). В эти же годы А. М. Гу-

ляева (1967) обнаружила корюшку в Выгозерском водохранилище и сделала предположение, что она проникла туда из Сегозерского водохранилища по р. Сегежа. В водоёме она стала промысловым видом и является основной пищей судака.

Речная камбала *Platichthys flesus* (L.) была выловлена в 2000 г. в Онежском озере. Предполагаемые пути ее проникновения в водоём: самостоятельная миграция из моря или завоз с балластными водами судов (Барышев, Первозванский, 2002).

Таким образом, формирование самовоспроизводящихся популяций отмечено в результате расселения в водоёмы Карелии у всех, за исключением хариуса, местных гидробионтов – ряпушки, судака, палии, корюшки, леща. В то же время из видов, завезенных из других регионов, относительно многочисленные популяции в новых условиях сформировали лишь горбуша. Остальные виды встречаются единично или совсем не отмечены.

По данным Е. В. Бурмакина (1963), в результате многолетних зарыблений водоёмов СССР посадочный материал выживал лишь в 15 % случаев. В Карелии результативными оказались 29 % интродукций (6 из 21 вселенного вида). Большая успешность вселений в Карелии, скорее всего, объясняется тем, что в процесс интродукции были вовлечены виды, перемещаемые в пределах региона; именно они составили большую часть натурализовавшихся видов. Вселённые из отдалённых регионов виды, за исключением горбуши, такие, как стерлядь, чудской сиг, сазан и сибирский чукучан, в водоёмах вселения отмечаются редко. Таким образом, расселение аборигенных видов в условиях Карелии оказалось более эффективным.

Исследования в этом направлении следует продолжить, так как многие водоёмы с интродуцированными видами Карелии в настоящее время ещё слабо или совсем не изучены.

Следует отметить, что кроме рыб в водоемах Карелии отмечены случаи вселения и проникновения беспозвоночных животных.

Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) в 1980-х гг. был вселен в озёра бассейна Ладоги для улучшения кормовой базы рыб. В водоёмах вселения он прижился. Затем произошло его саморасселение в Ладожское озеро, а через р. Свирь и Волго-Балтийский канал бокоплав проник в Онежское озеро. В настоящее время он встречается в значительных количествах, особенно в прибрежной зоне Ладожского озера, где занял доминирующее положение (Панов, 1994; Березина, Панов, 2003; Курашов, Барков, 2005). Исследования динамики популяционных показателей байкальского бокоплава показывают, что идёт увеличение численности данного вида и в Онежском озере (Калинкина и др., 2006).

Китайский мохнаторукий краб *Eriocheir sinensis* (Edwar) был пойман в 1992 г. в Онежском озере в рыболовную сеть в районе Пухтинских о-вов (Бергер и др., 1999). Вероятно, он проник в водоём по Беломоро-Балтийскому каналу. В настоящее время его периодически вылавливают в Повецком заливе Онежского озера.

3.4. РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ РЫБ

В пресных водах России в настоящее время отмечено 269 видов рыб, относящихся к 136 родам, 28 семействам, 11 отрядам и 2 классам (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас..., 2002 а, б). Список известных на сегодня круглоротых и рыб, обитающих во внутренних водоемах Республики Карелия, насчитывает 46 видов, принадлежащих к 2 классам, 10 отрядам, 16 семействам и 37 родам. В него не вошли типично морские виды рыб, заходящие в низовья рек, впадающих в Белое море, случайные вселенцы и объекты искусственного разведения, нахождение которых иногда отмечается в некоторых карельских водоемах.

В связи с изменениями в структуре и функционировании водных экосистем под воздействием естественных и антропогенных факторов возникла необходимость в получении более полной информации о современном распространении, биологии и статусе охраны тех видов рыб, которые внесены в Красную книгу Республики Карелия, с учетом полученных дополнений и уточнений (Первозванский, 2009). Этот вопрос имеет принципиальное значение, так как даже в самых новейших сводках по рыбам России содержатся неточности, касающиеся ареалов и отдельных местонахождений, обитающих в водоемах Карелии видов рыб, в том числе и «краснокнижных».

В настоящее время в пресноводных водоемах Карелии к числу редких и охраняемых относятся 3 вида круглоротых и 17 видов рыб.

Сем. Миноговые – *Petromyzontidae*

Минога ручьевая – *Lampetra planeri* (Bloch.). Всю жизнь проводит в реках и ручьях северо-восточного района Онежского озера. Выловленные особи имели длину 10–16 см, массу до 20 г. На 3–4 году жизни, после нереста погибает.

Минога речная – *Lampetra fluviatilis* (L.) обитает в Онежском озере, встречается в притоках Ладожского озера Хитоле, Тулеме, Видлице, Олонке, Волхове и представлена полупроходной формой. Отдельные особи достигают длины 30–33 см, массы 40–60 г. Нерестится в мае – июне в реках, появившиеся из икры личинки, скатываются по течению на спокойные участки, где и живут до 4–5 лет. Питаются бентосными организмами, водорослями. Взрослые миноги – хищники, нагуливаются в озерах, где ведут паразитический образ жизни, присасываясь к рыбам, они питаются их кровью и мышцами. Промыслом не используется из-за малой численности (Озера Карелии, 1959; Мельянцева, 1974).

Минога тихоокеанская (японская) – *Lethenteron japonicum* Martens. В Карелии это самая крупная из миног, достигающая длины 40 см и 150 г массы (р. Выг). Обитает в бассейне Белого моря, осенью заходит на нерест в крупные реки, перестает питаться и поднимается по течению на значительные расстояния, однако нерестится в мае-июне следующего года, после чего погибает. Личинки 7–10 мм в середине лета скатываются вниз по реке на спокойные участки. В реке живут 4 года и на 5 году жизни при длине тела 15–20 см начинают мигрировать в море. Общая продолжительность жизни миноги 7 лет. В Карелии она малочисленна (Ивантер, Рыжков, 2004).

Сем. Осетровые – *Acipenseridae*

Атлантический осетр – *Asipenser sturio* L. Вид, в прошлом широко распространенный вдоль всего побережья Европы. Из Балтийского моря по реке Неве поднимался до Ладожского озера, а из него вверх по Свири (единично) – до южной части Онежского озера (Берг, 1948; Кудерский, 1983; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас..., 2002 а). Чаше встречался в южной части Ладожского озера, но был отмечен и в северной. В настоящее время случаи поимки осетра в южной части озера исключительно редки (Подушка, 1999), аналогичных сведений по карельской части давно уже нет (Дятлов, 2002). Современная численность вида по всему ареалу достигла катастрофически низкого уровня.

Недавно появились данные, основанные на анализе ДНК ископаемых остатков осетров, о том, что приблизительно 800–1200 лет назад в бассейне Балтийского моря произошло замещение атлантического осетра другим видом *A. oxyrinchus* Mittchill, известным прежде только в Северной Америке (Ludwig et al., 2002). Если этот интересный факт получит подтверждение, то граница ареала атлантического осетра в Европе, по-видимому, потребует уточнения. Однако, с нашей точки зрения, пока еще нет достаточно веских оснований для изменения таксономического статуса осетра, который встречался в недавнем прошлом в восточной части Балтики и в Ладожском озере.

Стерлядь *Acipenser ruthenus* (L.). Отдельные случаи вылова стерляди в Ладожском и Онежском озерах имели место еще в XVIII веке. После проведения в 1954–1982 гг. интродукции разновозрастной стерляди из Северной Двины (Архангельская обл.) в р. Шую (Справочник..., 2000) полагают, что в ней сформировалась очень малочисленная, но «устойчиво воспроизводящаяся популяция стерляди, нагуливающаяся как в самой реке, так и в Онежском озере» (Ивантер, Рыжков, 2004, с. 42). В 80-х годах прошлого столетия наряду с молодьё встречались отдельные рыбы массой до 6,5 кг (Костылев, 1990), в настоящее время – до 3 кг. Современных данных о численности нет. Приведенные цифры о браконьерском вылове стерляди в середине 90-х гг. по 100–150 экземпляров ежегодно (Ивантер, Рыжков, 2004) представляются несколько завышенными. По нашему мнению, крайне мала вероятность того, что в период открытой воды, т. е. с начала мая и до конца сентября (около 150 дней) в нижнем течении р. Шуи стерлядь ловилась в среднем по 1 экз. чуть ли

не ежедневно. Это единственный ныне живущий представитель семейства осетровых в Карелии. Несмотря на широкое распространение в России (Аннотированный каталог..., 1996; Атлас..., 2002 а), в ряде мест обитания численность стерляди неуклонно сокращается.

Сем. Лососевые – Salmonidae

Озерный лосось – *Salmo salar morpha sebago* (Girard). Это жилая форма атлантического лосося (семги) *S. salar* L., не мигрирующая в море. На территории России самостоятельные популяции сохранились только в Карелии. Ранее пресноводный лосось отмечался в оз. Имандра (Кольский п-ов) (Смирнов, 1969), однако новых достоверных данных о том, что он здесь обитает, уже нет. Эта форма лосося известна в бассейне Балтийского (озера Онежское, Ладожское, Янисъярви; нерест – в реках в них впадающих) и Белого (озера Сегозеро, Каменное, Нюк, Верхнее, Среднее и Нижнее Куйто) морей (Смирнов, 1971; 1979; Атлантический лосось, 1998). В Сандале (бас. Онежского озера) и Выгозере (бас. Белого моря) в настоящее время лосось исчез полностью (Красная книга Республики Карелия, 2007). Указание на наличие озерного лосося в Пяозере (Красная книга РФ, 2001) ошибочно. Там обитает только кумжа (озерная форель *Salmo trutta* L.) (Мельянцев, 1954а), что позднее было подтверждено также кариологическими исследованиями (Зелинский, 1990) и изучением электрофоретической подвижности изотимов ряда белков (Махров, 1995). Тенденция сокращения численности популяций озерного лосося в регионе особенно усилилась в последние годы. Исключение составляет популяции лосося реки Шуя (бассейн Онежского озера), которая поддерживается за счет искусственного разведения.

Озерная форель *Salmo trutta morpha lacustris* L. и ручьевая форель *S. trutta morpha fario* L. Относятся к номинальному (беломорско-балтийскому) подвиду кумжи *S. trutta trutta* L. (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас..., 2002 а), представленному проходной, озерной и ручьевой формами. Проходная форма (морская кумжа) в пределах Карелии населяет реки бассейна Белого моря. Озерная форель известна в Ладожском, Онежском и других озерах, расположенных на их водосборе, а также в целом ряде крупных водоемов беломорского бассейна. Большой список этих озер приводится в работе С. П. Китаева с соавторами (2005). Ручьевая форель обитает в тех реках, куда заходит (или заходила в прошлом) для нереста озерная форель или проходная кумжа. На севере Карелии обе пресноводные формы широко распространены в малых озерах, речках и ручьях национального парка «Паанаярви» (Shustov et al..., 2000) и пока еще многочисленны. Однако в целом по России численность популяций беломорско-балтийского подvida кумжи в бассейне Балтийского моря заметно снизилась.

Сем. Сиговые – Coregonidae

Нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas). Самый ценный и наиболее крупный представитель сиговых рыб. В карельской части бассейна Белого моря были отмечены единичные случаи захода нельмы в низовья рек Кемь, Выг, Сума, Нюхча (Берг, 1948; Мельянцев, 1974; Костылев, 1990), но после 1931 гг. в р. Кемь она больше не встречается (Атлас..., 2002а). В настоящее время численность всех европейских популяций нельмы сократилась настолько, что они признаны находящимися под угрозой исчезновения.

Сем. Карповые – Cyprinidae

Голавль *Leuciscus cephalus* (L.). Исключительно редкий для Карелии и крайне малочисленный вид. Чаще встречается в южной части бассейна Ладожского озера. В северной Ладозе, по последним данным не выявлен, но указан для рек Видлица, Тулокса, Хиитола (Вебер, 1966; Дятлов, 2002). В бассейне Онежского озера сохранился, по-видимому, только в р. Шуге. Ранее был единично отмечен в некоторых озерах ее бассейна – в Вагатозере (Китаев, 1957; Вебер, 1962), Сямозере (Озера Карелии, 1959; Вебер и др., 1962) и Логмозере (Мельянцев, 1974). В наше время в Сямозере голавль не встречается (Экосистема Сямозера..., 2002), новых сообщений о наличии его в Вагатозере

и Логмозере тоже нет. По восточному побережью Онежского озера голавль был назван в числе рыб, населяющих реку Водлу с притоком Вамой (Смирнов, 1971). Согласно недавно проведенной инвентаризации состава рыбного населения водоемов национального парка «Водлозерский», в этих реках он также не обнаружен (Петрова, Кудерский, 2006). О наличии голавля в самом Онежском озере следует сказать особо. В абсолютном большинстве публикаций, касающихся состава ихтиофауны озера, начиная с классического труда К. Ф. Кесслера (1868), голавль не фигурирует в списке рыб. Исключение составляет лишь статья А. М. Гуляевой и В. В. Покровского (1984), в которой он упоминается, но каких-либо фактических данных, подтверждающих его наличие, указанные авторы не приводят. До получения новой информации присутствие голавля в Онежском озере признается дискуссионным (Биоресурсы..., 2008). Биология вида в регионе практически не изучена, во всех местах обитания известны единичные случаи вылова.

Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.). Теплолюбивый вид, обитающий в Карелии на границе ареала. В северной части Ладожского озера встречается в заливах Тиуруланселькя, Уйтонсалми, Хермисте (Дятлов, 2002) и во внутренних водоемах о. Валаам: озера Сисиярви, Глухое и три Каневских (Петрова, 1983; Петрова, Буянкина, 1990). В Приладожье есть в озерах Лаваярви и Куоккаярви, расположенных к юго-западу от г. Сортавалы (Дятлов, 2002). В Онежском озере она приурочена к южной части – Свирское Онего и район устья р. Андомы (Покровский, 1935; Озера Карелии, 1959; Костылев, 1990), изредка ловится в оз. Муромском (устное сообщение Н. Н. Афонина). По результатам рекогносцировочного обследования водоемов Пудожского р-на в 1964 г. красноперка была указана для озер Шалозеро, Шальское и Копполозеро (Вебер, 1970). Более поздних достоверных сведений о присутствии ее в этих озерах нет. По западному побережью Онежского озера наличие красноперки было отмечено в ряде водоемов нижнего течения р. Шуи: Кончезере, Укшезере, Пертозере и нескольких малых лесных озерах-ламбах, в частности, в Польшамбе и Крюкламбе (Чернов, 1935; Быховская, 1936; Озера Карелии, 1959; Мельянцев, 1974). В большинстве из названных выше озер она встречалась единично. Несмотря на то, что красноперку по-прежнему указывают в числе рыб, обитающих в Укшезере и Пертозере (Рыжков, Крупень, 2001), ее современное распространение в бассейне р. Шуи и других водоемах юга Карелии требует уточнения. В месте с тем в 2007 г. красноперка была впервые обнаружена в Космозере (Заонежский п-ов), т. е. значительно севернее всех выше названных водоемов.

Жерех *Aspius aspius* (L.). Чаще всего жерех встречается в южной части Ладожского озера, значительно реже – в северной. Есть в заливах Ладоги у г. Сортавала и в ряде рек Северного Приладожья: Сюськюяййоки, Тохма, Хиитола, Янисйоки, Ууксунйоки, Минолаанйоки, Тулема, Китенъеки. Обитает также в озерах Кормаланъярви и Хюмпеленъярви (Правдин, 1956; Озера Карелии, 1959; Мельянцев, 1974; Костылев, 1990; Рыжков, 1999; Дятлов, 2002). В Онежском озере жерех не выявлен (Кесслер, 1868, Естеств. и экономич. условия..., 1915; Берг, 1949 а; Озера Карелии, 1959; Гуляева, Покровский, 1984; Кудерский, 2001 и др.), но в Атласе пресноводных рыб России (2002 а) сказано, что жерех «доходит до Невы, Ладожского и редко до Онежского озера» (с. 208). Учитывая, что достоверной информации о присутствии жереха в бассейне Онежского озера нет, включение в область его распространения всей территории южной Карелии (карта на с. 209 указанного Атласа) пока преждевременно. Маловероятно и допущение А. П. Новосёлова (2000) о возможности проникновения жереха из Онежского озера в Северную Двину. Современная численность жереха в бассейне Ладожского озера везде низкая и постоянно сокращается. Обычно в уловах присутствуют особи до 1 кг (Ивантер, Рыжков, 2004). Известные предельные размерно-весовые показатели (оз. Хюмпеленъярви, декабрь 1968 г.) составляют 56,6 см и 2,65 кг в возрасте 12 лет (Дятлов, 2002). Но тот же автор отмечает, что в конце 1950-х – начале 1960-х гг. в этом озере на спиннинг ловились рыбы до 8–12 кг. Снижение численности и падение уловов жереха наблюдается по всему ареалу.

Линь *Tinca tinca* (L.). Обитание в Карелии приурочено, в основном, к бассейну Ладожского озера. Встречается во многих заливах северной Ладоги около г. Сортавала (Костылев, 1990), в оз. Риутталампи на о. Риеккалансари (Дятлов, 2002) и в оз. Глухое на о. Валаам (Петрова, Буянкина, 1990). Достоверно линь указан для следующих озер Северного Приладожья: оз. Риколампи, Куоккаярви, Лаваярви, Кортеланъярви, Турпоярви (Потапова, Соколова, 1967; Дятлов, 1991; 2002). Помимо названных озер, он есть и в других водоемах этой части Карелии. Так, М. А. Дятлов (2002) пря-

мо указывает, что ему известно 15 озер, населенных линем, и считает, что общее их количество может достигать 30. Такое обилие «линевых» озер, компактно расположенных на сравнительно небольшой территории, подтверждает допущение Мельянцева (1974) о том, что, по-видимому, когда-то линия здесь разводили искусственно. В бассейне Онежского озера единственное место обитания линия обнаружено в Кондопожском районе в небольшом безымянном озерке к северу от оз. Санда (Иванов, Чумак, 1980). Биология линия в Карелии изучена недостаточно. Более подробные материалы есть для водоемов Приладожья (Дятлов, 2002), о популяции в бассейне Онежского озера имеются лишь краткие сведения (Иванов, Чумак, 1980). Учитывая информацию М. А. Дятлова о более широком распространении линия в северном Приладожье, список водоемов Карелии, где он встречается, несомненно, требует уточнения.

Верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel). Распространение в Карелии ограничено бассейном Ладожского озера. Отмечена для малых водоемов нижней части бассейна р. Олонки (Озера Карелии, 1959; Мельянец, 1974), единственное точно указанное местонахождение – два очень небольших озерка на окраине пос. Алхо (Лахденпохский р-он) (Костылев, 1990). Биология вида в регионе практически не изучена, требуется поиск новых мест обитания и уточнение ареала.

Белоглазка *Abramis sapo* (Pallas). В Ладожском озере она известна только для Волховской губы и р. Волхов (Правдин, 1956; Озера Карелии, 1959). В северной части озера белоглазка не встречается (Дятлов, 2002). Некоторые авторы считают (Ивантер, Рыжков, 2004), что этот вид не следует включать в число рыб обитающих в пределах Карелии. Однако, в связи с наблюдающимся эвтрофированием Ладожского озера можно ожидать появление белоглазки и в других его участках. Кроме того, в последнее время отмечено значительное расширение ареала белоглазки к северу и теперь она уже встречается в бассейне Белого моря, где широко распространена в р. Северной Двине (Новоселов, 2000; Атлас..., 2002 а).

Сырь *Vimba vimba* (L.). Рыба, более характерная и многочисленная для южной части Ладожского озера; для нереста входит в крупные реки, такие как Сясь, Свирь (Правдин, 1956) и приток последней Оять (Первозванский, 1989). Ранее единично была указана для рек Тулема и Олонка (Правдин, 1956; Озера Карелии, 1959). В северной части озера теперь регистрируется крайне редко и отмечается главным образом вдоль его восточного побережья от р. Видлицы до р. Обжи (Дятлов, 2002). Исключительно редкий вид и данных по биологии сырти в карельской части Ладожского озера практически нет.

Чехонь *Pelecus cultratus* (L.). В Карелии обитает на северной границе своего распространения. В Ладожском озере встречается преимущественно в южной части и ряде его крупных притоков. Очень немногочисленна в карельской части озера (Сортавальские и Липольские шхеры, заливы Хиденселькя, Лункуланлахти, Мантсиинсаарский пролив) и единично отмечена в реках Олонка и Хиитола (Правдин, 1956; Озера Карелии, 1959; Мельянец, 1974; Костылев, 1990; Дятлов, 2002). В Онежском озере встречается еще реже. Известны отдельные случаи вылова в Челмужской, Великой и Шальской губах (Веселов, Коровина, 1932; Озера Карелии, 1959). По достоверным опросным сведениям изредка ловилась в 1990-х гг. в р. Водле у г. Пудож и в оз. Муромском, связанным с Онежским озером протокой (устное сообщение Н. Н. Афонина). Более многочисленна чехонь в самой южной части Онежского озера и в оз. Мегрском (Костылев, 1990). Биология чехони Карелии изучена слабо. В пределах ареала, в том числе и в средней (центральной) России, численность чехони, особенно в небольших водоемах, резко сократилась (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас..., 2002 а).

Сем. Вьюновые – Cobitidae

Щиповка *Cobitis taenia* L. Очень редкий и немногочисленный вид, известный только для водоемов юга Карелии. В прошлом была отмечена в Ладожском озере в районе г. Сортавала (Правдин, 1956), а из притоков озера – в р. Видлице (Вебер, 1966). М. А. Дятлов (2002) упоминает о щиповке в притоках р. Миинолайноки. В Онежском озере в последней сводке «Биоресурсы...» (2008) щиповка в списке видов не указана, но ранее встречалась в Логмозере (Озера Карелии, 1959). Известна для русловых участков р. Шуи ниже Вагатозера и озер ее нижнего течения – Ся-

мозера, Укшезера, Кончезера, Пертозера, Миккельского и Крошнозера (Чернов, 1935; Смирнов, 1939; Герд, 1949; Вебер, Титова, 1956; Озера Карелии, 1959; Вебер и др., 1962; Смирнов, 1971 и др.). В настоящее время она точно есть в Сямозере (Экосистема Сямозера..., 2002) и по-прежнему указывается для Укшезера (Рыжков, Крупень, 2001), по остальным озерам новых данных нет. Кроме выше перечисленных водоемов, наличие щиповки отмечалось еще в нескольких озерах бассейна Онежского озера: Гангозере, Космозере и Тягозере (Вебер, 1965; 1969; 1970). Указание Д. Г. Вебер (1969) на присутствие щиповки в Кондозере (бас. р. Лижмы) со ссылкой на «Естеств. и экономич. условия...» (1915) ошибочно. В списке рыб Кондозера, приведенном в этой работе, щиповки нет. Биология вида в регионе почти не изучена, а распространение требует дальнейшего уточнения. Включение большей части территории южной Карелии в ареал обитания щиповки (Атлас..., 2002 а, карта на с. 368), по нашему мнению, пока преждевременно. Щиповка предпочитает чистую воду, ведет оседлый образ жизни и наиболее активна в ночное время. Достигает длины 13 см, массы 10 г и продолжительности жизни 6–7 лет (Мельянцеv, 1974). Питается бентосными организмами. Созревает при длине 5–6 см и массе 2–3 г, нерестится в июне-июле, инкубационный период длится семь дней. Хозяйственного значения не имеет, используется иногда как наживка при ловле хищных видов рыб.

Сем. Сомовые – Siluridae

Сом *Silurus glanis* L. Распространение в Карелии ограничено ее южной частью. Исключительно редко сом встречался в северной (карельской) части акватории Ладожского озера и впадающей в него р. Олонке (Озера Карелии, 1959; Мельянцеv, 1974; Дятлов, 2002). Также редки были в прошлом случаи вылова сома в Онежском озере и Сямозере (Смирнов, 1947; Озера Карелии, 1959), но, несмотря на то, что документальных свидетельств о нахождении сома в Онежском озере уже давно нет, его по-прежнему включают в список обитающих в нем рыб (Биоресурсы..., 2008). Значительно чаще его вылавливают в р. Шуя и Шотозере. Ранее сом был указан и для Вагатозера (Естеств. и экономич. условия..., 1915), но с начала 1950-х годов сведений о нахождении его в озере нет (Вебер, 1962). По-видимому, этот вид исчез из состава рыбного населения данного водоема. Таким образом, в настоящее время обитание сома в Карелии приурочено лишь к бассейну р. Шуя на участке оз. Шотозеро – река Шуя до плотины Игнойльской ГЭС. Численность неизвестна; по некоторым оценкам, ежегодный вылов сома составляет не менее 100 особей (Ивантер, Рыжков, 2004).

Сем. Керчаковые, рогатковые – Cottidae

Пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* Heckel. Распространение в Карелии носит прерывистый характер. На юге республики он указан для Ладожского и Онежского озер (Кесслер, 1868; Берг, 1949б; Герд, 1949; Озера Карелии, 1959; Мельянцеv, 1974; Гуляева, Покровский, 1984; Костылев, 1990; Аннотированный каталог..., 1998; Китаев, Стерлигова, 2001; Атлас..., 2002 б; Ивантер, Рыжков, 2004; Биоресурсы ..., 2008) и р. Суны (Красная книга Карелии, 1995). Ранее упоминалось о наличии этого вида в Водлозере (Лукаш, 1939). По последним данным, здесь он отсутствует и, возможно, при первоначальном определении видовой принадлежности пойманных в Водлозере экземпляров бычка была допущена ошибка (Петрова, Кудерский, 2006). В северной части Карелии отмечен для бассейна р. Ковды – озера Топозеро, Пяозеро (Ивантер, Рыжков, 2004), р. Оланга, оз. Паанаярви и приток последнего р. Муткайоки (Хууско и др., 1993; Маслов и др., 1995). Некоторые авторы считают, что вид «обычен для Онежского и Ладожского озер, а также водоемов бассейна р. Оланги» (Ивантер, Рыжков, 2004, с. 134). Однако, в Онежском озере этот «обычный» вид за предыдущие почти 150 лет был отмечен лишь трижды и всего по 1 экз. (Кесслер, 1868; Герд, 1949; Озера Карелии, 1959). В многочисленных публикациях по рыбам Ладожского озера за последние 50 лет он вообще не упоминается (Правдин, 1956; Озера Карелии, 1959; Титенков, 1968; Дятлов, 2002). Кроме того, в более ранних печатных работах, отражающих видовой состав рыб перечисленных выше водоемов бассейна Белого моря, был указан только обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* L. (Виролайнен, Новиков, 1936; Мельянцеv, 1939, 1954; Озера Карелии, 1959; Чеченков, Лятти, 1986).

В литературных источниках имеются лишь отрывочные данные по биологии пестроногого подкаменщика. Известно, что длина тела варьирует от 10 до 15 см, самцы крупнее самок, продолжительность жизни достигает 7 лет. В Карелии этот вид совершенно не изучен. Принимая во внимание столь противоречивые данные в оценке численности и возможные неточности определения вида, необходимо провести новые дополнительные исследования по уточнению систематического положения представителей рода *Cottus*, обитающих в пределах региона. Так, наряду с другими известными различиями, пестроногий подкаменщик достаточно надежно отличается от обыкновенного по кариотипам: у *C. poecilopus* $2n=48$, $NF=56$, а у *C. gobio* $2n=52$, $NF=72$ (Васильев, 1985).

Четырехрогий бычок – рогатка – *Triglopsis quadricornis* (L.). Распространен вдоль побережья Северного Ледовитого океана и в Балтийском море. В Карелии он обитает в озерах Онежском, Ладожском, Остер, Сегозере, Маслозере, Мунозере и оз. Куйто, где образует пресноводную форму (Смирнов, 1953; Покровский, Новиков, 1959; Кудерский, Лотарев, 1964; Кудерский, 1966; Кудерский, Смирнов, 1968; Первозванский, 1987; Дятлов, 2002; Ильмаст и др., 2008). В Ладожском озере достигает длины 21 см и 230 г, в остальных водоемах отмечены рыбы длиной 15 см и массой 20 г. Питается бентосом, иногда молодью рыб. Половозрелым становится при длине 10 см. Нерестится в декабре-феврале. Инкубационный период длится 4 месяца. Для Карелии бычок-рогатка является реликтовым видом.

Все рассмотренные виды рыб заслуживают повышенного внимания исследователей и бережного к себе отношения. Во втором издании Красной книги Республики Карелия (2007 г.) представлены 17 видов и форм рыб, относящихся к 5 отрядам, 8 семействам и 15 родам. По сравнению с предыдущим, в новом издании список редких и подлежащих охране видов претерпел некоторые изменения. Так, из него по разным причинам были исключены горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), паляя *Salvelinus alpinus lepechini* (Gmelin, 1788), европейский хариус *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758), синец *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758) и пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758). Особо подчеркнем, что среди рыб, включенных в Красную книгу Республики Карелия, более половины таксонов (10 из 17) имеют статус охраны выше регионального. Это свидетельствует о сокращении численности и неблагоприятном состоянии их популяций в пределах всего ареала. В Красные книги Российской Федерации (РФ) вошли 6 видов, Ленинградской области – 7, Санкт-Петербурга – 6, Международного союза охраны природы (МСОП) – 9 видов (табл. 5).

Вылов всех видов рыб, внесенных в Красную книгу Республики Карелия (2007), запрещен, что способствует сохранению численности их популяций.

Таблица 5
Редкие и охраняемые рыбы Карелии в Красных книгах разного статуса

Вид, подвид, форма	Красные книги				
	Республики Карелия	Российской Федерации	Ленинградской области	Санкт-Петербурга	МСОП
Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i> L.	+	+	–	+	+
Атлантический осетр <i>A. sturio</i> L.	+	+	+	–	+
Атлантический лосось <i>Salmo salar m. sebago</i> (Girard)	+	+	+	–	+
Озерная форель <i>Salmo trutta m. lacustris</i> (L.)	+	+	+	+	+
Ручьевая форель <i>S. trutta m. fario</i> L.	+	+	–	–	+
Нельма <i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Pallas)	+	+	–	–	+
Голавль <i>Leuciscus cephalus</i> (L.).	+	–	+	+	–
Красноперка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.).	+	–	–	–	–
Жерех <i>Aspius aspius</i> (L.).	+	–	+	+	+
Линь <i>Tinca tinca</i> (L.).	+	–	–	–	–
Верховка <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel)	+	–	–	–	–
Белоглазка <i>Abramis sapa</i> (Pallas).	+	–	+	–	–
Сыртъ <i>Vimba vimba</i> (L.).	+	–	–	+	+
Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> (L.).	+	–	–	–	–
Щиповка <i>Cobitis taenia</i> L.	+	–	–	–	–
Сом <i>Silurus glanis</i> L.	+	–	+	+	+
Пестроногий подкаменщик <i>Cottus poecilopus</i> Heckel.	+	–	–	–	–
Всего	17	6	7	6	9

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова Т. Н. 1959. Озеро Пяозеро // Озера Карелии (природа, рыбы и рыбное хозяйство). Справочник. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. С. 298–302.
- Алимов А. Ф., Орлова М. И., Панов В. Е. 2000. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: КНЦ РАН. С. 12–23.
- Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г., Орлова М. И. и др. 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК. 436 с.
- Алимов А. Ф., Бульон В. В., Голубков С. М. 2005. Динамика структурно-функциональной организации экосистем континентальных водоемов // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. Сборник научных статей. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 241–253.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998. М.: Наука. 220 с.
- Арендаренко Г. А. 1968. Опыт создания маточного стада радужной форели в естественном водоеме // Тез. докл. конф. молодых специалистов. Петрозаводск: ПГУ. С. 154–155.
- Атлас пресноводных рыб России. 2002 а, б / Ред. Ю. С. Решетников. М.: Наука. Т. 1. 379 с. Т. 2. 253 с.
- Атлантический лосось. 1998. / Ред. Р. В. Казаков. СПб.: Наука. 575 с.
- Бабий А. А., Сергеева Т. И. 2003. Крупная ряпушка – килец *Coregonus albula* Онежского озера // Вопр. ихтиологии. Т. 23. № 3. С. 345–351.
- Барышев И. А., Первозванский В. Я. 2002. О поимке речной камбалы *Platichthys flesus* (Pleuronectidae) в Онежском озере // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 6. С. 844–845.
- Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. 468 с.
- Берг Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 469–929. Т. 3. С. 930–1380.
- Бергер В. Я., Брызгин В. Ф., Наумов А. Д. 1999. Китайский мохнорукий краб *Eriocheir sinensis* – новый элемент фауны Восточной Финноскандии // Тез. докл. междунар. конф. и выездной сессии ООБ РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 70.
- Березина Н. А., Панов В. Е. 2003. Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebing) в Онежское озеро // Зоол. журн. Т. 82. № 6. С. 731–734.
- Биоресурсы Онежского озера. 2008. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 272 с.
- Богуцкая Н. Г., Насека А. М. 1996. Круглоротые и рыбы оз. Ханка (система р. Амур) // Науч. тетради ГосНИОРХ. № 3. СПб. С. 1–45.
- Болотова Н. Л., Зуянова О. В. 1994. Сиговые рыбы Вологодской области // Мат-лы V Всесоюзного совещания «Биология и биотехника разведения сиговых рыб». СПб.: ГосНИОРХ. С. 24–28.
- Бурмакин Е. В. 1963. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 53. С. 299–315.
- Быховская И. 1936. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразитофауна рыб малых водоемов – «лаб» // Тр. Бородин. биол. станции. Т. 8, вып. 2. С. 123–138.
- Васильев В. П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука. 300 с.
- Вебер Д. Г. 1962. Рыбохозяйственная характеристика Шотозера и Вагатовозера // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск: Гос. изд-во Карел. АССР. Т. 2. С. 162–172.
- Вебер Д. Г. 1965. Рыбохозяйственное использование озерно-речных вод Заонежья // Тр. СевНИИГИ. Вып. 23. М. С. 196–211.
- Вебер Д. Г. 1966. Реки Видлица и Тулокса и некоторые данные об условиях воспроизводства лососей // Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ. Петрозаводск. Т. 4. Вып. 2. С. 93–99.
- Вебер Д. Г. 1969. Водоемы северо-западного Прионежья как рыбные угодья // Вопросы гидрологии, озераведения и водного хоз-ва Карелии. Петрозаводск: Карельское книж. изд-во. С. 310–321.
- Вебер Д. Г. 1970. О рыбах озер восточного Прионежья // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск: Карелия. С. 195–219.
- Вебер Д. Г., Кожина Е. С., Потапова О. И., Титова В. Ф. 1962. Материалы по биологии основных промысловых рыб Сямозера // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск: Гос. изд-во Карел. АССР. Т. 2. С. 82–113.
- Вебер Д. Г., Титова В. Ф., 1956. Рыбы озер Миккельского и Крошнозера // Тр. Карел.-Фин. филиала АН СССР. Вып. 2. С. 12–31
- Веселов Е. А., Коровина В. М. 1932. Рыбы реки Водлы и Шальской губы Онежского озера // Тр. Бородинской пресноводной биол. станции в Карелии. Т. VI, вып. 1. С. 26–61.

- Виролайнен М. И., Новиков П. И. 1936. Рыболовство на Топозере / Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 3. С. 171–190.
- Власова Л. И., Ильмаст Н. В., Карпечко В. А., и др., 1998. Флора и фауна водных экосистем. Гидрологические, гидрохимические, гидробиологические и ихтиологические особенности территории планируемого НП «Тулос» // Инвентаризация и изучение биол. разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. Петрозаводск. КарНЦ РАН. С. 143–166.
- Герд С. В. 1949. Некоторые зоогеографические проблемы изучения рыб Карелии // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Вып. 2. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Фин. ССР. С. 100–116.
- Горбунова З. А., Дмитриенко Ю. С. 1964. О возможности выращивания радужной форели в малых озерах Карелии // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: Карельск. книж. изд-во. С. 82–86.
- Гордеева Н. В., Стерлигова О. П., Сендек Д. С. 2005. Генетическая изменчивость корюшки, вселенной в Сямозеро // IV (XXVII) Междунар. конф. Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Ч. 1. Вологда: ВГПУ. С. 108–110.
- Горелов В. К. 2000. Некоторые теоретические и практические аспекты акклиматизации водных организмов // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: КНЦ РАН. С. 23–34.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1999 году. 2000. Петрозаводск: Госкомэкологии по РК. 213 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2000 году. 2001. Петрозаводск: Карелия. 247 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2001 году. 2002. Петрозаводск: Карелия. 240 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2002 году. 2003. Петрозаводск: Карелия. 256 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2003 году. 2004. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 312 с.
- Государственный доклад о состоянии природной среды Республики Карелия в 2004 году. 2005. Петрозаводск: Скандинавия. 335 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2005 году. 2006. Петрозаводск: ПетроПресс. 344 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2006 году. 2007. Петрозаводск: Карелия. 308 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2007 году. 2008. Петрозаводск: Карелия. 304 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2008 году. 2009. Петрозаводск: Карелия. 288 с.
- Гуляева А. М. 1967. О корюшке Выгозерского водохранилища // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 62. С. 164–169.
- Гуляева А. М., Покровский В. В. 1983. Биология и промысел ряпушки Онежского озера // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Вып. 205. С. 33–58.
- Гуляева А. М., Покровский В. В. 1984. Современный состав ихтиофауны и промысловых уловов рыбы в Онежском озере // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Вып. 216. С. 4–10.
- Дгебуадзе Ю. Ю. 2000. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: КНЦ РАН. С. 35–50.
- Дгебуадзе Ю. Ю. 2002. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Сб. мат-лов круглого стола Всерос. конф. Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М.: Изд-во ИПЭЭ. С. 11–14.
- Дгебуадзе Ю. Ю. 2003. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // II междунар. симп. Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок. С. 26–34.
- Дятлов М. А. 1991. Линь *Tinca tinca* озер Карелии // Вопр. ихтиологии. Т. 31, вып. 4. С. 677–680.
- Дятлов М. А. 2002. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 281 с.
- Егельский Е. И., Степанова Р. Н. 1972. Некоторые данные о результатах вселения молоди осетровых в Финский залив и Ладожское озеро // Тр. НИИ осетр. рыб. хоз-ва. Вып. 4. С. 41–44.
- Естественные и экономические условия рыболовного промысла в Олонецкой губернии. 1915. Петрозаводск: Издание Олонецкого губернского ведомства. 303с. и 135с. приложения.
- Зайцев А. М., Юшкова Г. В. 1990. Культивирование молоди хариуса в водоемах Карелии // Рыбоводство в естественных водоемах Карелии. Мурманск: ПИНРО. С. 40–50.

- Зелинский Ю. П. 1990. О некоторых особенностях дифференциации по межвидовым и популяционным признакам у пресноводных форм атлантического лосося и кумжи // Матер. IV Всесоюз. Сессия: Фенетика природных популяций (Борок). М. С. 87–88.
- Зубченко А. В., Веселов А. Е., Калужин С. М. 2004. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблемы акклиматизации на европейском севере России. Петрозаводск – Мурманск: Изд-во Фолиум. 82 с.
- Зуянова О. М. 1989. Результаты пробной интродукции судака в оз. Воже // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 293. Л. С. 80–83.
- Иванов Н. О., Чумак М. И. 1980. Обнаружение линя в одном из озер Заонежья // Тез. докл. II Респ. конф. молод. учен. Карелии. Петрозаводск: СеврбНИИпроект. С. 35–36.
- Ивантер Д. Э., Рыжков Л. П. 2004. Рыбы (Животный мир). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 172с.
- Игумен Гавриил. 1898. Рыбоводство на острове Валаам // Вестн. рыбопром-сти. Т. 13. № 10. С. 489–490
- Ильмаст Н. В., Кучко Я. А. 2007. Результаты интродукции новых видов рыб в озеро Мунозеро (Южная Карелия) // Тр. Междунар. конф. Инновации в науке и образовании–2007. Ч. 1. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 32–34.
- Ильмаст Н. В., Китаев С. П., Кучко Я. А., Павловский С. А. 2008. Гидроэкология разнотипных озер южной Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 92 с.
- Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. 2006. Итоги вселения сиговых рыб в Вашозеро // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 219–223.
- Иогансен Б. Г., Петкевич. 1961. Новые рыбы Западной Сибири. Новосибирск. 45с.
- Калинкина Н. М., Сярки М. Т., Федорова А. С. 2006. Динамика популяционных показателей инвазийного вида *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Петрозаводской губе Онежского озера // Мат-лы междунар. конф., посвящ. 60-летию Карельск. науч. центра РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 269–271.
- Кашулин Н. А., Лукин А. А. 1992. Принципы организации регионального ихтиологического мониторинга поверхностных вод // Эколого-географические проблемы Кольского Севера. Апатиты: КНЦ РАН. С. 74–84.
- Кашулин Н. А., Лукин А. А., Амундсен П.-А. 1999. Рыбы пресных вод субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН. 142с.
- Кесслер К. 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении // Приложение к Тр. I съезда русских естествоиспытателей. С-Пб. 144 с.
- Китаев С. П. 1957. О нахождении голавля *Leuciscus cephalus* (L.) в Вагатозере и реке Шуге // Сб. научных трудов студентов ПГУ. Вып. IV. Петрозаводск. С. 128–131.
- Китаев С. П. 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука. 207с.
- Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Михайленко В. Г. 2005. Кумжи, радужная форель, гольцы и перспективы их использования в озерах Северо-Запада России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 107с.
- Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. 2006. Методы оценки биогенной нагрузки от форелевых ферм на водные экосистемы. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 39 с.
- Китаев С. П., Стерлигова О. П. 2001. О зоогеографии рыб пресноводных водоемов Фенноскандии // Тр. КарНЦ РАН. Биогеография Карелии. Вып. 2. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 167–174.
- Костылев Ю. В. 1990. Рыбы. Петрозаводск: Карелия. 150 с.
- Красная книга Карелии. 1995 / Ред. Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: Карелия. 286 с.
- Красная книга Республики Карелия. 2007 / Ред. Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: Карелия. 368 с.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). 2001. М.: АСТ, Астрель. 860 с.
- Красная книга природы Ленинградской области. 2002. Т. 3 (Животные). С-Петербург: Мир и Семья. С. 36.
- Красная книга природы Санкт-Петербурга. 2004. С-Петербург: «Профессионал». С. 68.
- Кудерский Л. А. 1964. Условия существования и перспективы расселения судака водоемов Карелии // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: Государственное издательство Карельской АССР. С. 154–209.
- Кудерский Л. А. 1966. Материалы по биологии Онежской рогатки (*Myoxocephalus quadricornis onegensis* Berg et Popov) // Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ. Т. 4. вып. 2. С. 119–135.
- Кудерский Л. А. 1967. Морфологические особенности судака, акклиматизированного в Выгозерское водохранилище // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 62. С. 141–152.
- Кудерский Л. А. 1976. О появлении корюшки в Сямозере (Южная Карелия) // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Вып. 17. С. 18–29.
- Кудерский Л. А. 1983. Осетровые рыбы в бассейнах Онежского и Ладожского озер // Сб. науч. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 205. С. 128–149.

- Кудерский Л. А. 2001. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 1 (5). С. 6–68.
- Кудерский Л. А. 2001. Сравнительная характеристика ихтиофауны бассейна Водлозера и прилегающих водных систем // Нац. парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 228–232.
- Кудерский Л. А. 2006. Изменения в региональных ихтиофаунах водоемов Европейской части России в результате антропогенных влияний // Сб. науч. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Экологические аспекты воздействия гидростроительства на биоту акватории Восточной части Финского залива. Т. 2. Вып. 331. С. 159–194.
- Кудерский Л. А. 2007. Использование рыб как биоиндикаторов в мониторинге пресноводных экосистем // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: Лема. С. 32–35.
- Кудерский Л. А., Лотарев В. А. 1964. Нахождение онежской рогатки (*Myoxocephalus quadricornis onegensis* Berg et Porov) в небольшом озере Онего-Сегозерского перешейка // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: Карельское книжное издательство. С. 210–214.
- Кудерский Л. А., Орлов Ю. И., Шимановская Л. Н. 1990. Акклиматизация рыб во внутренних водоемах // Рыбное хозяйство. Вып. 2. М.: ВНИЭРХ. 70 с.
- Кудерский Л. А., Смирнов А. Ф. 1968. О нахождении реликтовой рогатки в озерах Куйто // Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ. Т. 4. Вып. 3. С. 210–212.
- Кудерский Л. А., Сонин В. П. 1968. Обогащение ихтиофауны внутренних водоемов Карелии // Тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 5. Вып. 1. С. 310–314.
- Курашов Е. А., Барков Д. В. 2005. Популяционная динамика *Gmelinoides fasciatus* (Stebing) в Ладожском озере // Мат-лы II междунар. симп. Чужеродные виды в Голарктике. Борок. С. 84–85.
- Лужин Б. П. 1959. Материалы по акклиматизации судака в озеро Иссык-Куль // Изв. АН Киргизской ССР. Серия Биол. наук. Т. 1. Вып. 4. С. 121–125.
- Лукаш Б. С., 1939. Рекогносцировочные рыбохозяйственные исследования Водлозера // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 5. С. 121–148.
- Лукин А. А., Ивантер Д. Э и др. 2008. Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 272 с.
- Маслов С. Е., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. 1995. Естественное воспроизводство кумжи Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 116–122.
- Маханькова С. Б. 1964. Больше судака в озерах Карелии // Рыб. хоз-во. № 2. С. 14–15.
- Махров А. А. 1995. Структурно-популяционные, морфологические и генетические особенности кумжи бассейна реки Оланга // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 122–126.
- Махров А. А., Ильмаст Н. В. 1995. Ихтиофауна озера Нижний Нерис в национальном парке «Паанаярви» // Биол. ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. ун-та. С. 54–56.
- Мельянцева В. Г. 1939. Рыбный промысел Пяозера // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 5. С. 149–162.
- Мельянцева В. Г. 1952. Форели водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск. 88с.
- Мельянцева В. Г. 1954. Рыбы Пяозера // Тр. Карело-Фин. гос. ун-та. Петрозаводск. Т. 5. С. 3–77.
- Мельянцева В. Г. 1958. Паalia озер Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во КарелАССР, 66 с.
- Мельянцева В. Г. 1959. Оз. Толвоярви // Озера Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во КарелАССР. С. 402–405.
- Мельянцева Г. В. 1974. Рыбы. Петрозаводск: Карелия. 120 с.
- Мина М. В. 1986. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука. 207с.
- Моисеенко Т. И. 1984. Изменение физиологических показателей рыб как индикатор качества водной среды // Мониторинг природной среды Кольского Севера. Апатиты: КНЦ РАН. С. 51–57.
- Николаев И. И. 1979. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С. 76–93.
- Никольский Г. В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая пром-ть. 447с.
- Новиков П. И. 1939. Результаты искусственного разведения сиговых рыб в Вашозере бассейн Онежского озера // Рыб. хоз-во. Вып. 5. С. 77–90.
- Новоселов А. П. 2000. Современное состояние рыбной части сообщества в водоемах Европейского Северо-Востока России. Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. М.: МГУ. 50 с.
- Носатова Г. М., Шевцова В. А. 1966. Ихтиофауна озер Толвоярвской группы // 6-я сессия Ученого Совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии»: Тез. докл. Петрозаводск. С. 49–50.

Озера Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство (справочник). 1959. Петрозаводск: Государственное издательство Карельской АССР. 619 с.

Осипова В. К. 1972. Материалы по биологии корюшки Сямозера // Тез. докл. отчет. сессии Север. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва за 1971 г. Петрозаводск: СевНИОРХ. С. 84–85.

Павлов Д. С., Дгебуадзе Ю. Ю., Фенева И. Ю. 2001. Инвазии чужеродных видов в природе и в моделях // Тез. докл. 8-го съезда Гидробиол. о-ва РАН. Т. 1. Калининград. С. 25–26.

Павлов Д. С., Савванитова К. А., Соколов Л. И., Алексеев С. С. 1999. Редкие и исчезающие животные: Рыбы. М.: Высш. школа. 332 с.

Павловский С. А. 1998. Макрозообентос озер Фенноскандии с различным уровнем трофности // Всероссийское совещание и выездная научная сессия «Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия». Тез. докл. Апатиты. С. 93.

Панов В. Е. 1994. Байкальская эндемичная амфипода в Ладожском озере // Док. РАН. Т. 336(2). С. 270–294.

Первозванский В. Я. 1987. Структура популяции палии Маслозера // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 30–38.

Первозванский В. Я. 1989. О некоторых морфологических и биологических особенностях сырты р. Оять (бас. Ладожского озера) // Вопр. ихтиологии. Т. 29, вып. 2. С. 336–338.

Первозванский В. Я. 1999. Сибирский чукучан – новый компонент в ихтиофауне Ладожского озера // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 567–568.

Первозванский В. Я. 2009. Редкие и охраняемые рыбы в Красной книге Республики Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. Вып. 8. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 81–89.

Первозванский В. Я., Шустов Ю. А. 1999. Карликовая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Верхний Нерис (Паанаярвский национальный парк, Карелия) // Вопросы ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 131–132.

Первозванский В. Я., Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. 1998. Современное состояние ихтиофауны некоторых водоемов бассейна Ладожского озера // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 157–164.

Персов П., Яндовская Н. 1940. Рыболовство Финляндии // Рыб. хоз-во. № 11. С. 28–32.

Петрова Г. А., 1983. Красноперка внутренних водоемов острова Валаам // Тез. докл. XXI науч. конфер. по изуч. и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии. Псков. Т. 2. С. 96–99.

Петрова Г. А., Буянкина Н. В. 1990. Красноперка оз. Глухого (о. Валаам) // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск С. 69–77.

Петрова Л. П. 1985. Результаты и перспективы акклиматизационных работ с судаком в КАССР // Сб. науч. трудов «Результаты и перспективы рыбоводно-акклиматизационных работ в Карелии». Мурманск: ПИНРО. С. 44–53.

Петрова Л. П., Кудерский Л. А. 2006. Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 134–143.

Подушка С. Б., 1999. Поимка атлантического осетра *Acipenser sturio* в Ладожском озере // Науч.-техн. бюлл. лаборатории ихтиологии ЮНЭНКО. № 1. С. 5–10.

Покровский В. В. 1935. О красноперке (*Scardinius erythrophthalmus* L.) из Онежского озера // Тр. КНИРС. Т. 1. С. 391–394.

Покровский В. В. 1953. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Петрозаводск. 107 с.

Покровский В. В. 1977. Ихтиомасса и рыбохозяйственное использование озер Карельского перешейка // Изв. ГосНИОРХ. 124. С. 24–46.

Покровский В. В., Новиков П. И. 1959. Озера Карелии и их рыбохозяйственное значение // Озера Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство (справочник). 1959. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. С. 9–85.

Попова О. А. 2002. *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак // Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука. С. 69–71.

Потапова О. И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 133 с.

Потапова О. И., Соколова В. А. 1967. Рыбохозяйственная характеристика некоторых малых озер северного Приладожья // Тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. Т. 5, вып. 1. С. 352–354.

Правдин И. Ф. 1954. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.- Л.: АН СССР. 324с.

Правдин И. Ф. 1956. Видовой состав ихтиофауны Ладожского озера и Приладожья // Изв. ВНИОРХ. Рыбные ресурсы Ладожского озера и их использование. Т. 38. С. 12–30.

Решетников Ю. С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 301с.

Решетников Ю. А. 1995. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 2. С. 154–174.

- Решетников Ю. С., Лукин А. А. 2006. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности // *Вопр. ихтиологии*. Т. 46. № 6. С. 732–746.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма. М.: Наука. 248 с.
- Решетников Ю. С., Шатуновский М. И. 1997. Теоретические основы и практические аспекты мониторинга пресноводных экосистем // *Мониторинг биоразнообразия*. М.: Изд-во ИПЭЭ РАН. С. 26–33.
- Рыжков Л. П. 1999. Озера бассейна северной Ладogi. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 204с.
- Рыжков Л. П., Крупень И. М. 2001. Динамика качественного состава ихтиофауны в малых озерах южной Карелии // *Тез. докл. Межд. конф. Биоразнообразие Европейского Севера*. Петрозаводск: Институт биологии Карельского НЦ РАН. С. 152–153.
- Савваитова К. А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 223с.
- Салтуп Б. Н. 1967. Зарыбление карельских озер судаком // *Рыб. хоз-во*. № 1. С. 24–25.
- Смирнов А. Ф. 1939. Рыболовство на Сямозере // *Тр. Карел. пед. ин-та*. Т. 1. С. 127–168.
- Смирнов А. Ф. 1947. О нахождении сома в Карело – Финской ССР // *Бюлл. рыбного хоз-ва Карело – Финской ССР*. Петрозаводск. № 2. С. 69–70.
- Смирнов А. Ф. 1953. Рыбы Сегозера и пути повышения его продуктивности. Автореферат на соискание учен. степени канд. биол. наук. Петрозаводск. 15 с.
- Смирнов А. Ф. 1969. О лососе озера Имандра // *Докл. Геогр. об-ва СССР*. Вып. 9. С. 167–172.
- Смирнов А. Ф. 1971. Лосось Онежского озера. Л.: Наука. 143 с.
- Смирнов А. Ф. 1975. Рыбы (Онежское озеро) // *Онежское озеро*. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». С. 74–114.
- Смирнов А. Ф. 1977. Рыбы Имандра // *Рыбы озер Кольского полуострова*. Петрозаводск: ПГУ. С. 56–76.
- Смирнов Ю. А. 1979. Пресноводный лосось (экология, воспроизводство, использование). Л.: Наука. 156 с.
- Соколов В. Е., Решетников Ю. С. 1997. Мониторинг биоразнообразия // *Мониторинг биоразнообразия*. М.: Наука. С. 8–15.
- Справочник по объемам рыбоводно-акклиматизационных работ в Республике Карелия. 2000 / Сост. В. В. Сохнов, В. А. Сорокин, Зайцев В. М., Костылев Ю. В. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 34 с.
- Стерлигова О. П. 1979. Корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и её роль в ихтиофауне Сямозера // *Вопр. ихтиологии*. Т. 19. Вып. 5. С. 793–800.
- Стерлигова О. П., Егорова Л. В. 1975. Морфологическая характеристика корюшки Сямозера // *Тез. докл. конф. молодых ученых*. М.: Изд-во МГУ. С. 81–82.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. 2005. О ряпушке, интродуцированной в озера Карелии // *IV (XXVII) междунар. конф. Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера*. Ч. 2. Вологда: ВГПУ. С. 157–160.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. 2009. Виды вселенцы в водных экосистемах Карелии // *Вопросы ихтиологии*. Т. 49. № 3. С. 372–379.
- Стерлигова О. П., Китаев С. П., Павловский С. А., Кучко Я. А. 2005. Малые водоемы национального парка «Паанаярви» и их рыбное население // *Труды Карельского научного центра РАН*. Вып. 7. Петрозаводск. С. 211–217.
- Стерлигова О. П., Павловский С. А. 1984. Экспериментальное изучение выедания икры сига *Coregonus lavaretus* L. ершом и беспозвоночными // *Вопросы ихтиологии*. Т. 24, вып. 6. С. 1036–1039.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Китаев С. П., Первозванский В. Я. 1998. Биология рыб озера Тулос // *Проблемы лососевых на Европейском Севере*. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 171–179.
- Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим и использование). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 120 с.
- Строганова Н. З., Задоев И. Н. 2001. Целенаправленная акклиматизация гидробионтов в водоемах России и ее результаты // *Тез. докл. амер.-рос. симп. по инвазионным видам*. Борок. С. 218–220.
- Титенков И. С. 1968. Рыбы и рыбный промысел Ладожского озера // *Биол. ресурсы Ладожского озера*. Л.: Изд-во Минрыбпром. С. 130–173.
- Титова В. Ф. 1973. Многотычинковый сиг Сямозера. Петрозаводск: Карелия. 87с.
- Хууско А., Куусела К., Шустов Ю. 1993. Рыбы // *Паанаярвский национальный парк*. Куусамо. С. 74–80.
- Чекрижева Т. А. 1998. Фитопланктон // *Современное состояние водных объектов Республики Карелия*. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 248–250.

- Чернов В. К. 1935. К биологии рыб озёр Кончезерской группы в Карелии // Тр. Бородинской биол. станции. Т. VIII, вып. 1. С. 3–14.
- Чеченков А. В., Лятти В. М. 1986. Хариус озера Паанаярви и реки Оланга // Тез. докл. Всес. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Ч. 2. М. С. 458–459.
- Шапошникова Г. Х. 1976. История расселения сигов рода *Coregonus* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР. С. 54–67.
- Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). 2002. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 119 с.
- IUCN Red List of threatened animals. Intern. Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1996. USA. Printer by Kelvin press. 368 p.
- Ludwig A., Debus L., Lieckfeldt D. et al. 2002. When the American sea sturgeon swam east // Nature. V. 419. P. 447–448.
- Huusko A., Kuusela K., Shustov J. Kalasto. 1993. Paanajarven Kansallispuisto. Kuusamo: Koillissanomien Kirjapaino. P. 74–80.
- Northcote N.G. 1991. Success, problems and control of introduced mysid population in lake and reservoirs // Mysid-fisheries symp. Amer. Fish. Soc. Symp. V. 9. P. 5–16.
- Maitland P.S. 1995. World status and conservation of the arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) // Nord. Freshwater Res. V. 71. P. 113–127.
- Pethon P. 1989. Aschehougs store fiskebok. Stockholm: Aschehoug. 447p.
- Ryabinkin A.V., Freindling A.V., Lozovic P.A., Sterligova O.P., Pervozvansky V.Ya., Kalugin A.J., Chupukov A.L., Ilmast N.V. 1995. The structure and biodiversity of water Ecosystems in Lake Tolvojarvi (Russia) // Karelian Biosphere Reserve. Studies. North Karelian Biosphere Reserve. Joensuu. P. 235–242.
- Salojarvi K. 1982. Spawning ecology, larval food supplies and causes of larvae mortality in the whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) // Pol. Arch.Hydrobiol. 29(1). P. 159–178.
- Shustov Yu.A., Systra Y.J., Kuusela K., Pervozvansky V.Ya., Shirokov V.A., Koutaniemi L. 2000. Ichthyofauna in small lakes of the Paanajarvi national park // Oulanka reports. N. 23. P. 121–125.
- Zuromska H. 1982. Egg mortality and its causes in *Coregonus albula* L. and *Coregonus lavaretus* L. in two Masurian lakes // Pol. Arch.Hydrobiol. 29(1). P. 123–157.

Глава 4. ФАУНА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

4.1. ПТИЦЫ

4.1.1. Ресурсные виды птиц. Водоплавающие

К ресурсным видам птиц, обитающим на Европейском Севере России, относятся представители отрядов: Гусеобразные *Anseriformes*, Курообразные *Galliformes*, Журавлеобразные *Gruiformes* (сем. Пастушковые *Rallidae*), Ржанкообразные *Charadriiformes* (сем. Ржанковые *Charadriidae*), и Голубеобразные *Columbiformes* (сем. Голубиные *Columbidae*). В силу вековых традиций, материальной значимости, распространению по территории, сезонности пребывания в регионе, а также численности, в действительности к ресурсным видам можно отнести лишь ряд представителей Гусеобразных, Курообразных и Ржанкообразных (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Основные ресурсные виды птиц, обитающих на Европейском Севере России

№	Вид	Статус и уровень численности			
		Гн	Зи	Пр	Зл
Гусеобразные – Anseriformes					
1	Канадская казарка – <i>Branta canadensis</i> (L.)	+	–	+	–
2р	Белошекая казарка – <i>B. leucopsis</i> (Bechst.)	+	–	++	–
3	Черная казарка – <i>B. bernicla</i> (L.)	–	–	++	–
4	Краснозобая казарка – <i>B. ruficollis</i> (Pall.)	–	–	–	+
5	Серый гусь – <i>Anser anser</i> (L.)	(+)	–	+	–
6р	Белолобый гусь – <i>Anser albifrons</i> (Scop.)	–	–	+++	–
7*	Пискулька – <i>A. erythropus</i> (L.)	–	–	+	–
8р	Гуменник – <i>A. fabalis</i> (Lath.)	+	–	++	–
9	Короткоклювый гуменник – <i>A. brachyrhynchus</i> (Baill.)	–	–	+	–
10*	Горный гусь – <i>A. indicus</i> (Lath.)	–	–	–	+
11	Лебедь-шипун – <i>Cygnus olor</i> (Gm.)	–	–	–	+
12	Лебедь-кликун – <i>C. cygnus</i> (L.)	+	–	++	–
13*	Малый лебедь – <i>C. bewickii</i> Yarr.	–	–	++	–
14	Огарь – <i>Tadorna ferruginea</i> (Pall.)	–	–	–	+
15	Пеганка – <i>Tadorna tadorna</i> (L.)	(+)	–	–	+
16р	Кряква – <i>Anas platyrhynchos</i> L.	+++	++	+++	–
17р	Чирок-свистунок – <i>A. crecca</i> L.	+++	+	+++	–
18	Серая утка – <i>A. strepera</i> L.	+	–	+	–
19р	Свиязь – <i>A. penelope</i> L.	++	–	+++	–
20р	Шилохвость – <i>A. acuta</i> L.	++	–	++	–
21	Чирок-трескунок – <i>A. querquedula</i> L.	+	–	+	–
22	Широконоска – <i>A. clypeata</i> L.	+	–	+	–
23	Мандаринка – <i>Aix galericulata</i> (L.)	–	–	–	+
24	Красноголовый нырок – <i>Aythya ferina</i> (L.)	+	–	+	–
25	Белоглазый нырок – <i>A. nyroca</i> (Güld.)	–	–	–	+
26р	Хохлатая чернеть – <i>A. fuligula</i> (L.)	+++	–	+++	–
27	Морская чернеть – <i>A. marila</i> (L.)	++	–	++	–
28р	Морянка – <i>Clangula hyemalis</i> (L.)	+	+	+++	–
29р	Обыкновенный гоголь – <i>Bucephala clangula</i> (L.)	+++	+	+++	–
30	Исландский гоголь – <i>B. islandica</i> (Gm.)	–	–	–	+
31	Обыкновенная гага – <i>Somateria mollissima</i> (L.)	+++	+++	++	–
32	Гага-гребенушка – <i>S. spectabilis</i> (L.)	+	+	+	+
33	Сибирская гага – <i>Polysticta stellari</i> (Pall.)	+	+	+	+
34р	Синьга – <i>Melanitta nigra</i> (L.)	+	–	+++	–
35	Турпан – <i>M. fuscus</i> (L.)	+	–	++	–
36	Луток – <i>Mergellus albellus</i> L.	+	–	+	–
37у	Средний крохаль – <i>Mergus serrator</i> L.	++	–	++	–
38у	Большой крохаль – <i>M. merganser</i> L.	++	–	++	–

Продолжение табл. 1

№	Вид	Статус и уровень численности			
		Гн	Зи	Пр	Зл
Курообразные – Galliformes					
1р	Белая куропатка – <i>Lagopus lagopus</i> (L.)	++	++	–	–
2р	Тетерев – <i>Lyrurus tetrix</i> (L.)	++	++	–	–
3р	Глухарь – <i>Tetrao urogallus</i> L.	++	++	–	–
4р	Рябчик – <i>Tetrastes bonasia</i> (L.)	+++	+++	–	–
5	Перепел – <i>Coturnix coturnix</i> (L.)	+	–	–	+
Журавлеобразные – Gruiformes					
1	Лысуха – <i>Fulica atra</i> L.	++	–	++	–
Ржанкообразные – Charadriiformes					
1р	Гаршнеп – <i>Lymnocyptes minimus</i> (Brünn.)	+	–	++	–
2р	Бекас – <i>Gallinago gallinago</i> (L.)	+++	–	+++	–
3	Дупель – <i>Gallinago media</i> (Lath.)	+	–	++	–
4р	Вальдшнеп – <i>Scolopax rusticola</i> L.	+++	–	+++	–
5	Большой кроншнеп – <i>Numenius arquata</i> (L.)	++	–	++	–
1р	Вяхирь – <i>Columba palumbus</i> L.	++	–	++	–
2*	Клинтух – <i>C. oenas</i> L.	+	–	+	–

Примечания: Русские и латинские названия, последовательность расположения видов в списке приводится по справочнику «Список птиц Российской Федерации» (Коблик и др., 2006).

Статус вида: Гн – гнездящийся, Зи – зимующий, Пр – пролетный, Зл – залетный.

Численность: + редок, единичные встречи; ++ обычен, встречается регулярно, но не везде; +++ обычен, заселяет все пригодные местообитания; (+) возможно гнездится.

Буква «р» при номере – охотничий вид.

Буква «у» при номере – условноохотничий вид.

Выделено жирным шрифтом – вид внесен в Красную книгу Карелии (2007), со звездочкой у номера – в том числе и в Красную книгу РФ.

Всего ныне в Карелии встречается (включая залетных) охотничьих и условноохотничьих 51 вид: в том числе Гусеобразных – 38, Куруобразных – 5, Журавлеобразных – 1, Ржанкообразных – 5, Голубеобразные 2. В силу разных причин этот список еще больше сокращается вследствие того, что из него следует исключить виды, случайно залетные, краснокнижные, просто редкие в регионе.

Ресурсными видами можно назвать только 20 видов птиц, принадлежащих к 4 отрядам: Гусеобразные – 11, Куруобразные – 4, Ржанкообразные – 4, Голубеобразные – 1. Все они – традиционные объекты охоты.

На Европейском Севере России к настоящему времени зарегистрировано 43 вида, принадлежащих к **отряду Гусеобразные**. Из них 16 видов не характерны для большей части изучаемой территории. Это – канадская и краснозобая казарки, короткоклювый гуменник, серый гусь, горный гусь, пискулька, огарь, пеганка, серая утка, лебедь-шипун, красноголовый нырок, белоглазый нырок, мандаринка, сибирская гага и гага-гребенушка, исландский гоголь. Гнездовые ареалы и пути миграции большинства из них находятся за пределами рассматриваемой территории. Они включены в перечень птиц на основании одиночных встреч или гнездований. Залеты и даже гнездование некоторых из них – канадской казарки, серого гуся, пеганки, огаря, красноголового нырка, сибирской гаги и гаги-гребенушки – более закономерны. На смежной или на части территории, входящей в изучаемый регион, они гнездятся более – менее регулярно (Бианки и др., 1993; Коханов, 1998, 1999; Мальчевский, Пукинский, 1983). В то же время, в последние десятилетия некоторые из названных видов, в частности, канадская казарка и серая утка, расширяют свой гнездовой ареал и осуществляют успешные попытки гнездования (Медведев, 1992; Михалева, Бирнина, 1997; Михалева и др., 2000; Кондратьев, Лапшин, 2003). Белошекая казарка из популяций, гнездящихся на юге Швеции, Финляндии и в Эстонии, также расширяет ареал и уже периодически выводит птенцов на островах и побережье Финского залива и на Валаамском архипелаге Ладожского озера (Гагинская и др., 1993; Коузов, Кравчук, 2008; устн. сообщ. Е. В. Михалевой).

Из представителей отряда Гусеобразные на Севере Европейской России сейчас гнездятся два вида гусей (гуменник подвид *Anser f. rossicus* и серый гусь); два вида казарок (канадская и белошекая), два вида лебедей (кликун и шипун), пеганка, семь видов речных уток (кряква, чирок-свистунок, серая утка, свиязь, шилохвость, чирок-трескунок, широконоска), десять видов нырковых уток

(красноголовый нырок, хохлатая и морская чернети, морянка, гоголь, обыкновенная гага, гага-гребенушка, сибирская гага, синьга, турпан) и три вида крохалей (луток, длинноносый и большой крохаль).

Из лебедей лишь лебедь-кликун достоверно гнездится на большей части Европейского Севера, но обычно выше $63^{\circ}30'$ (Зимин и др., 1993). Однако, известно два случая гнездования этого вида гораздо южнее – в восточном и южном Приладожье (Высоцкий, 1998; устн. сообщ. охотоведа Олонецкого района В. Н. Игнатъев). Ближайшие места гнездования лебедя-шипун, который с 70-х годов прошлого века активно расширяет свой ареал к северу (Мальчевский, Пукинский, 1983), острова и плавни северной и северо-западной части Финского залива (Заповедная природа Карельского перешейка, 2004). В период миграций вид достоверно отмечался в Мурманской области на Белом и Баренцевом морях (Бианки и др., 1993; Lehtikoinen et al., 2006).

В пределах Европейского Севера России и зимой отмечены представители нескольких гнездящихся в регионе видов Гусеобразных, но в значительном количестве зимует лишь кряква.

Численность охотничьих видов водоплавающих птиц, обитающих на Европейском Севере России, представлена в таблице 2.

Таблица 2

Численность водоплавающих птиц (тыс. особей) в природных районах Севера Европейской части России: Тайга Балтийского щита (1), Озерный край (2), после сезона размножения (по Кривенко, Виноградов, 2008)*

Виды и группы птиц	Тайга Балтийского щита		Озерный край	
	Численность	%	Численность	%
Канадская казарка	0,01	0,0001	–	–
Белошекая казарка	0,01	0,0001	–	–
Серый гусь	–	–	–	0,1
Гуменник	3,7	0,4	–	–
Итого гусей	3,72	0,4	2,7	0,1
Лебедь-шипун	–	–	0,4	0,01
Лебедь-кликун	5	0,5	2,5	0,1
Итого лебедей	5	0,5	2,9	0,1
Пеганка	0,1	0,01	–	–
Кряква	200	19,8	1260,0	28,8
Чирок-свистунок	195	19,3	750,0	14,1
Серая утка	–	–	90,0	2,0
Свиязь	100	9,9	40,0	0,9
Шилохвость	75	7,4	120,0	2,8
Чирок-трескунок	35	3,5	700,0	16,0
Широконоска	45	4,4	250,0	5,7
Итого речных уток	650	64,4	3210,0	73,4
Красноголовая чернеть	–	–	300,0	6,8
Хохлатая чернеть	135	13,4	450,0	10,3
Морская чернеть	30	3,0	–	–
Обыкновенный гоголь	85	8,4	400,0	9,1
Обыкновенная гага	8	0,8	–	–
Сибирская гага	0,1	0,01	–	–
Синьга	35	3,5	–	–
Обыкновенный турпан	50	5,0	–	–
Итого нырковых уток	343,1	34,0	1150,0	26,3
Лутук	1	0,1	8,0	0,2
Длинноносый крохаль	3	0,3	1,0	0,02
Большой крохаль	4	0,4	1,0	0,02
ВСЕГО	1009,1	100	4375,6	100

Примечания: 1. Тайга Балтийского щита: включает Карелию, северные части Ленинградской области и принадлежащий Архангельской области Соловецкий архипелаг. 2. О з е р н ы й к р а й: регион занимает северо-запад России без Кольского полуострова и Карелии; в административном отношении он включает Архангельскую, Вологодскую, Ленинградскую, Новгородскую, Псковскую, Тверскую, Калининградскую области

Отряд Курообразные в настоящее время на изучаемой территории представлены четырьмя широко распространенными видами сем. Тетеревиных (белая куропатка, тетерев, глухарь, рябчик) и одним видом сем. Фазановых (перепел). Перепел раньше встречался в небольшом числе на значительной части территории Северо-запада вплоть до северных районов Карелии (Зимин и др., 1993), известны залеты его и в Мурманскую область (Бианки и др., 1993), хотя гнездится он в Карелии только на юге (Артемьев, 2001). Даже в более южных областях Северо-запада России его встречи и гнездование отмечают не везде и не каждый год (Мальчевский, Пукинский, 1983; Фетисов и др., 2002). Достоверных сведений о серой куропатке, ранее обитавшей на значительной части территории Республики вплоть до широты Кеми, после 1961 г нет (Зимин и др., 1993). На юге Северо-запада России, в частности, в Псковской области, после спада численности в 1920–1950-е годы, в 1990-е годы она не только стабилизировалась, но и начала расти (Фетисов и др., 2002). Другой представитель этого же семейства – фазан, не включенный в таблицу 1, неоднократно залетал на Карельский перешеек (Выборгский р-н Ленинградской обл.) и в карельское Приладожье из Финляндии, где он разводится в охотничьих хозяйствах (Зимин и др., 1993). Вместе с тем, в Ленинградской области он способен жить в охотничьих хозяйствах, где организована зимняя подкормка или передержка птиц в вольерах (Мальчевский, Пукинский, 1983). Ареал тундряной куропатки *Lagopus mutus* (Mont.), также не включенной в табл. 1, ограничен каменистыми альпийскими тундрами и альпийским поясом гор Евразии (Иванов, 1976). В рассматриваемом регионе вид встречается только на севере Мурманской и Архангельской областей, причем порой в значительном количестве от 2–10 до 100 особей/км² (Бианки и др., 1993).

Все виды отр. Курообразных, за исключением перепела, встречаются у нас круглый год, делая лишь незначительные сезонные (биотопические) перемещения (белая куропатка). Перепел – единственный среди представителей этого отряда совершает регулярные сезонные миграции в Африку, долетая до пояса саванн южнее Сахары (Карри-Линдал, 1984).

Из отряда **Журавлеобразных** лишь один представитель сем. Пастушковых – лысуха является охотничьим видом. Она появилась в начале прошлого века первоначально на Раковых озерах Карельского перешейка. В последующем медленно и неравномерно расселялась и на юг в Ленинградскую область (Мальчевский, Пукинский, 1983) и на север в Карелию (Зимин и др., 1993). В последние десятилетия в Карелии ее отмечали вплоть до пос. Калевала (сентябрь 1991 г., наши неопубликованные данные), хотя известны и более северные встречи, вплоть до Айновых островов (Бианки и др., 1993). Постоянно и в значительном числе вид обитает только в юго-западном Приладожье в р-не г. Сортавала (Михалева и др., 2000). В Псковской области (Ильинский, Фетисов, 1998; Фетисов и др., 2002) лысуха – обычный, местами многочисленный охотничий вид.

В отряде **Ржанкообразные** только 4 вида куликов сем. Ржанковые принято считать настоящими охотничьими: гаршнеп, бекас, дупель и вальдшнеп. Все они гнездящиеся и перелетные виды в большей (бекас, дупель, гаршнеп) или меньшей (вальдшнеп) степени связаны с водно-болотными угодьями: окраинами моховых болот, поймами рек, прибрежными заливными лугами, увлажненными разреженными лиственными лесами, с/х угодьями (травяными лугами) и т.д. Численность гаршнепа и дупеля в целом на Севере России невелика. Более обычны, особенно на пролете, вальдшнеп и бекас.

Отряд **Голубеобразные** на Севере Европейской части России представлен 3 видами голубей – вяхирь, клинтух, сизый и 2 видами горлиц – обыкновенная и кольчатая (Зимин и др. 1993). Из них горлицы и клинтух обитают в основном в южных областях региона. В таежной зоне добывают, как правило, только вяхиря, где это самый обычный, а на пролете – многочисленный вид. В южной Карелии и в других более южных областях Северо-запада России горлицы относятся к гнездящимся видам, хотя численность их незначительна. Все, кроме сизого голубя, перелетные виды.

Отряд Гусеобразные – Anseriformes

Сем. Утиные – Anatidae

Белошекая казарка – *Branta leucopsis* (Bechst.). До 1971 г. западная и северо-западная Европа для этого вида были местом зимовки, весенних предмиграционных скоплений и трассой на пути миграции к местам размножения на Арктических островах и обратно к местам зимовки. После возникновения гнездящейся популяции на о. Готланд в южной Швеции началось быстрое расширение гнездового ареала этой группировки белошекой казарки и экспотенциальный рост численности (Миккола-Роос, 2006). Вид распространился и стал размножаться на островах вдоль побережья Бал-

тийского моря до юга Ботнического залива, Эстонии, севера и северо-востока Финского залива в Ленинградской обл. и даже на Валаамском архипелаге Ладожского озера в Карелии (Leito, 1993; 1996; Larsson, Forslund, 1994, цит. по: Гагинская и др., 1997; Коузов, Кравчук, 2008; устн. сообщ. Е. В. Михалевой). До 1990-х годов основные места весенних стоянок белошей казарки располагались на пастбищах от о. Готланд до Эстонии (Миккола-Роос, 2006). В Эстонии главные места скопления вида на весеннем пролете располагаются в окрестностях о. Саарема (Кумари, Йыги, 1972). Предполагали (Миграция птиц Аистообразные – Пластинчатоклювые, 1979), что дальнейший весенний путь пролегал через территорию Карелии, Архангельскую область вплоть до п-ова Канин и южных островов архипелага Новая Земля. Эту часть пути белошекие казарки преодолевают без остановок и довольно узким фронтом. В Ленинградской обл., юго-восточном и восточном Приладожье весной вид отмечался в небольшом числе (Носков и др., 1981; Ковалев, 1998). Под Олонцом на местах весенних скоплений птиц до 1994 г. вид встречался лишь единично, но в последующие годы начался бурный рост его численности (рис. 1). При этом следует отметить, что, если в первые годы наблюдений птиц отмечали преимущественно во второй половине мая, то в последние годы – уже с конца апреля (Зимин и др., 2006, 2007). Величина кормящихся стай казарок выросла от 100 особей в 1994 г. до 3–4 тыс. птиц в 2009 г. За один автомобильный учет на олонцких полях в мае учитывается 9,5–11,5 тыс., а в целом за весну – более 100 тыс. особей (рис. 2).

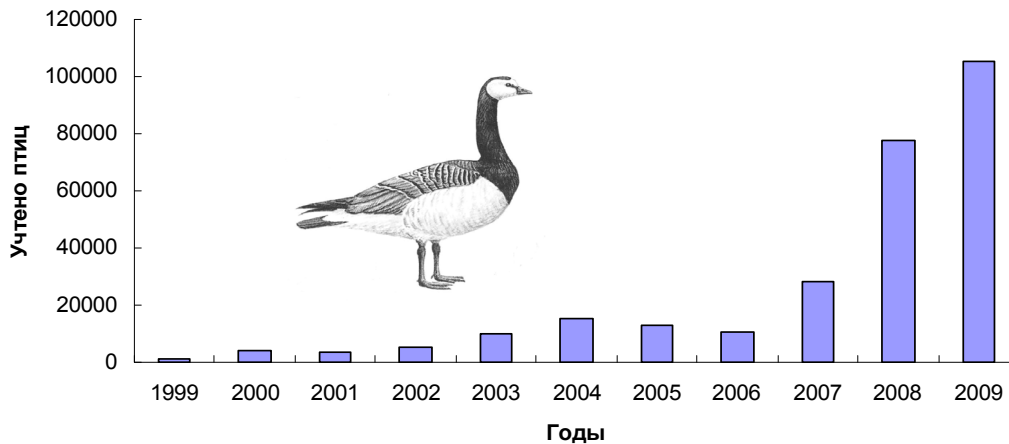


Рис. 1. Изменение численности белошей казарки на Олонцкой стоянке в 1999–2009 гг.

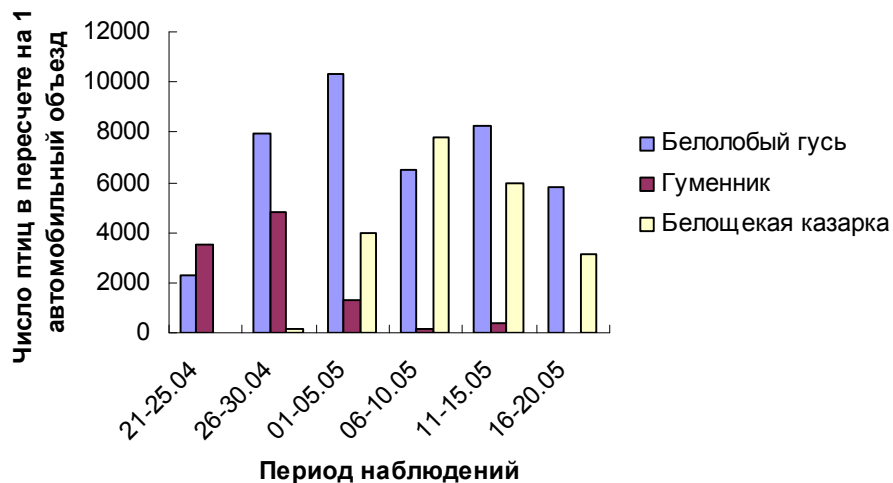


Рис. 2. Сезонная динамика численности гусей и казарок на Олонцкой стоянке в 2007–2009 гг.

Численность зимующей в Западной Европе российской популяции белошеких казарок выросла с 20 тыс. особей в 1960 г. до 360 тыс. в 2002 г. (Delany, Scott, 2002). Вероятной причиной бурного роста численности белошекой казарки в Приладожье является, по нашему мнению, смена мест весенних стоянок (Зимин и др., 2006). Рост численности балтийской гнездовой популяции, безусловно, сопровождается снижением емкости угодий на традиционных для вида стоянках. Казарки, очевидно, стали искать новые места стоянок, соответствующие их требованиям. Птицы теперь регулярно встречаются и образуют, правда, сравнительно немногочисленные стоянки на островах Ладожского озера (Михалева, Бирин, 1997; Кондратьев, Лапшин, 2003). Под Олонцом концентрации казарок способствовали также, во-первых, организация и эффективная охрана птиц на этих стоянках, во-вторых, восстановление части полей, деградировавших в 1990-е годы. Оба эти фактора – охрана и восстановление угодий также могли стать причинами смещения казарок с прежних стоянок на олонечские. На олонечских стоянках в последние 2–3 года белошекая казарка стала вторым по численности видом гусей, кроме того, отмечается по несколько сотен птиц на с/хозяйственных угодьях под Петрозаводском. В те же сроки, что и в Карелии, значительные концентрации этого вида образуются и в других местах Европейского Севера России, в частности, в устьевой области Северной Двины (Андреев, 2005). В Онежском заливе Белого моря вид ныне остается многочисленным на весеннем и осеннем пролете и в небольшом числе летующим (Черенков и др., 2009). Благодаря смещению сроков появления вида на стоянках в пределах Карелии на более ранние (конец апреля – 1-я декада мая) и увеличения численности, он стал периодически добываться охотниками как во время весенней, так осенней охоты.

Гуменник – *Anser fabalis* (Lath.). Гнездится редко, но обычен, а на Белом море даже многочислен на пролете (Андреев, 2007; Бианки и др., 1993; Зимин и др., 1993; Мальчевский, Пукинский, 1983; Фетисов и др., 2002; Черенков и др., 2009). Численность зимующих в Западной Европе птиц этого вида – 700 тыс. особей (Delany, Scott, 2002). Весной не более 20 % их числа мигрируют через Республику Карелия. По данным В. А. Андреева (2005), через Архангельскую обл. весной пролетает 17–25 % этих птиц. По наблюдениям в Мурманской обл., там на весеннем пролете преобладает гуменник (Благосклонов, 1960; Спангенберг, Леонович, 1960; Коханов, Скокова, 1960), но уже в устьевой области Северной Двины соотношение меняется в пользу белолобого гуся и белошекой казарки (Андреев, 2005).

В Карелии основные гнездовые поселения сосредоточены в северной части (Зимин и др., 1993). В Костомукшском заповеднике в конце XX века были известны места гнездования 8–10 пар гуменников. В 1975 г. в Лувдозерском заказнике плотность гнездового населения составляла около 4 пар на 100 км².

До 1975 г. был вполне обычен в Суоярвском р-не, где гнезда и выводки встречались на многих озерах (Сиепярви, Исоярви, Пилкиярви и др.), но в последующие годы после интенсивного хозяйственного освоения этих мест (проведение геодезических и взрывных работ) гуси исчезли с этой территории.

В те же годы несколько пар гуменников гнездились на болотах севернее пос. Огорельши (Медвежьегорский р-н).

В 1954–1955 гг. И. А. Нейфельдт (1958) встречала выводки гуменников в Пряжинском р-не, отдельные пары там продолжают гнездиться и в настоящее время. В 1980–90-х годах найден гнездящимся в Пудожском, Суоярвском и Сортавальском р-нах. В 1980 г. на Важинских болотах между Интерпоселком и Верхними Важинами обнаружен выводок из 5 пуховых птенцов и несколько одиночных взрослых особей.

Основные местообитания таежного гуменника – верховые болота, таежные озера, долины небольших рек и ручьев. Гнезда устраивает иногда прямо в лесу под деревьями. Изредка гнездится разреженными колониями, когда пары устраивают гнезда в нескольких метрах друг от друга (Рябичев, 2007).

Во время весенней миграции этот вид образует крупные скопления на полях и некоторых болотах в окрестностях Олонца, где ежегодно останавливается до 150–200 тысяч гусей и казарок (Zimin et al., 2002). Менее значительные по численности, но также ежегодные, весенние остановки пролетных гуменников известны под Петрозаводском и в Заонежье у пос. Толвуя.

В целом на Европейском Севере России гуменник по численности занимает второе место среди других видов гусей. Он представлен двумя подвидами – лесной (*Anser f. fabalis*) и тундровый (*A. f. rossicus*). Тундровый гуменник – транзитный мигрант, но во время весенней миграции в апреле – мае в значительных количествах останавливается на олонекских полях (Зимин и др., 2007). На первых этапах формирования скоплений, до массового прилета белолобых гусей, гуменники бывают наиболее многочисленным видом скоплений (рис. 2), затем соотношение смещается в пользу других видов (белолобый гусь и белошекая казарка). Лесной гуменник обычен на самых ранних этапах формирования скоплений, а со второй декады апреля и до распада скоплений встречается единично и не регулярно. Таким образом, скопления птиц в Карелии в основном формирует тундровый гуменник. Местные лесные гуменники, гнездящиеся в Карелии, вероятнее всего, сразу летят на места размножения, не образуя нигде в республике предгнездовых скоплений.

Осенний пролет гуменника проходит с начала сентября до середины октября, но на Поморском берегу в некоторые годы вид фиксируется до конца октября – начала ноября (Бианки и др., 1975). Пролетные птицы на отдых и кормежку более или менее регулярно в значительных количествах останавливаются на открытых побережьях и островах Белого моря, поросших вороникой, где их не беспокоят (Бианки и др., 1975; Черенков и др., 2009). В большинстве случаев осенью гуменник проходит Карелией транзитом, а в южных районах нередко в темное время суток.

Белолобый гусь – *Anser albifrons* (Scopoli). Обычный, во многих местах Европейского Севера России самый многочисленный, пролетный вид (Андреев, 2005; Бианки и др., 1993; Зимин и др., 1993; Мальчевский, Пукинский, 1983; Фетисов и др., 2002; Черенков и др., 2009). Над Карелией проходит один из основных путей миграции этого вида, гнездящегося в тундре Восточной Европы (Зимин и др., 2007).

Численность зимующих в Западной Европе белолобых гусей около 1 млн. особей (Delany, Scott, 2002).

Весной этот вид образует многотысячные предотлетные скопления в разных областях Европейской части России (Миграция птиц Аистообразные – Пластинчатоклювые. М. 1979). Наиболее многочисленные из них на севере Европы приурочены к с/хозяйственным угодьям южной Карелии и устью Северной Двины (Зимин и др., 2007; Андреев, 2005, 2007). Анализ материалов количественных учетов гусеобразных показал, что во время весенних миграций через Архангельскую область (устьевая область Северной Двины) пролетает 30–45 % белолобых гусей, зимующих на западноевропейских зимовках (Андреев, 2005). Примерно такое или несколько меньшее число представителей этого вида пересекает весной территорию Карелии (рис. 2).

Весенние скопления гусей на олонекских полях. Весенние скопления в разные годы в зависимости от сроков освобождения от снега с/хозяйственных угодий, начинают формироваться в конце марта – начале апреля и сохраняются до конца мая (рис. 3).

Первыми на полях проявляются гуменники, хотя среди них уже бывает небольшое число белолобых гусей, численность которых быстро нарастает и они становятся доминирующим видом. В конце апреля появляются белошекие казарки, что особенно заметно в последние годы в связи с бурным ростом численности этого вида. В мае гуменник представлен в основном тундровым подвигом, который порой задерживается на полях в значительных количествах, но в основном, особенно во 2-й половине мая минует их в утренние часы транзитом. Отлет всех видов гусей со стоянок происходит из года в год примерно в одни и те же сроки – 21–25 мая и обусловлен, по-видимому, как внутренней (физиологической), так и внешней (соответствующая погодная ситуация) мотивацией (Зимин и др., 2007).

Как правило, соотношение полей с разными с/хозяйственными культурами даже в пределах одного района и тем более одного хозяйства изменяется из года в год. Для гусей всех видов наиболее подходящими весной оказываются поля с травяными культурами. Они и являются наиболее посещаемыми гусями и казарками. По специальным наблюдениям в Олонецком р-не (Зимин и др., 2007), в целом, около 68 % гусей регистрируются на травяных полях и пастбищах (табл. 3).

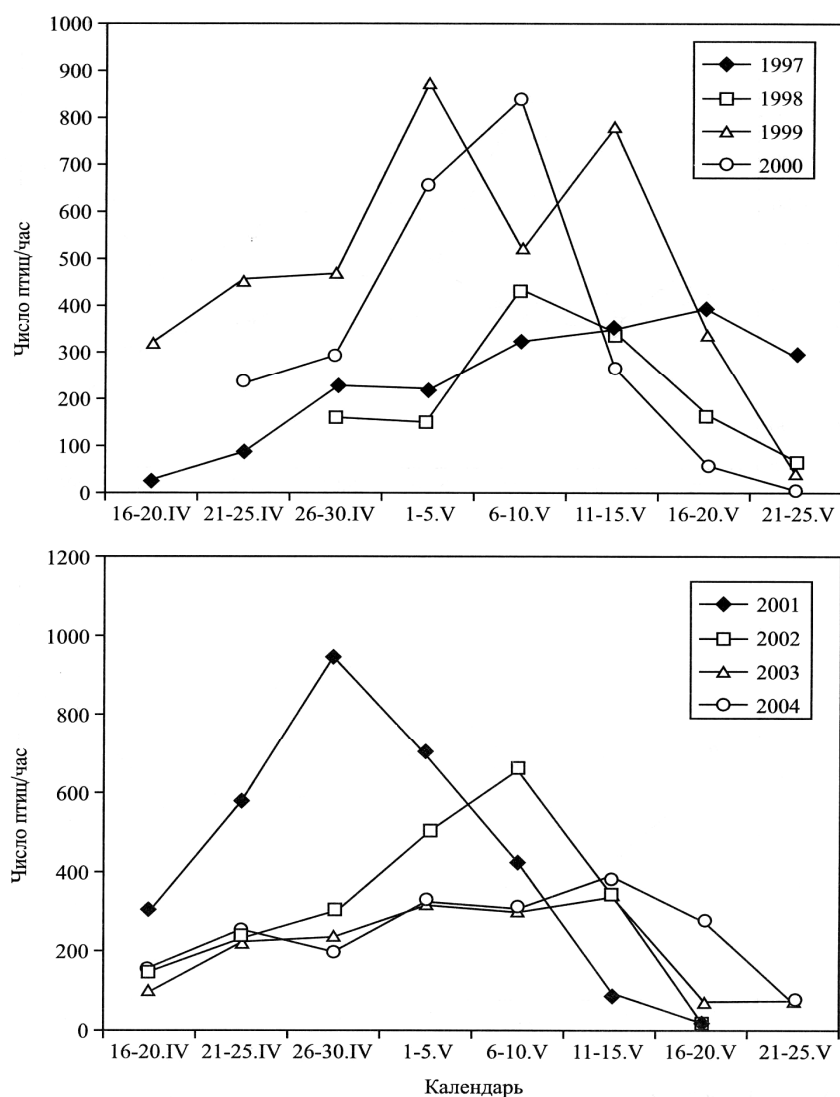


Рис. 3. Динамика формирования и распада скоплений гусей р. *Anser* по данным учетов на автомобильных маршрутах на олонекских полях (по: Зимин и др., 2007)

Таблица 3

Посещаемость полей (тыс. особей) разного типа гусями р. *Anser* в разные годы по данным автомобильных учетов (по: Зимин и др., 2007)

Год	Показатели	Трава	Пашня	Озимь	Стерня	Клевер	Посевы	Всего
1999	абс.	196,6	40,5	19,0	93 537		?	349,6
	%	56,2	11,6	5,4	26,8			100,0
2000	абс.	170,0	22,0	11,7	51,8		5,4	260,9
	%	65,1	8,4	4,5	19,9		2,1	100,0
2001	абс.	253,9	48,4	19,7	39,6	5,6	3,8	371,0
	%	68,4	13,1	5,3	10,7	1,5	1,0	100,0
2002	абс.	185,2	52,8	13,0	29,3		3,5	283,8
	%	65,3	18,5	4,5	10,3		1,4	100,0
2003	абс.	121,5	27,6	12,2	39,6		16,5	217,4
	%	55,9	12,7	5,6	18,2		7,6	100,0
2004	абс.	170,1	46,4	7,2	17,1	4,4	17,1	261,8
	%	65,0	17,7	2,8	6,5	1,7	6,3	100,0
Всего	абс.	1 097,4	237,63	82,8	270,8	10,0	45,9	1 744,5
	Lim	55,9–68,4	8,4–8,6	2,5–5,6	6,6–26,8	1,5–1,7	0–7,6	14–371 тыс.
	%	62,9	13,6	4,7	15,6	0,6	2,6	100

Влияние весенней охоты и охранных мероприятий на численность и распределение гусей на стоянках. Охота на гусей в Олонецком районе Карелии традиционна и весной ее предпочитают многие местные охотники. В последние годы скопления гусей в Приладожье получили международную известность. Рост популярности приладожских скоплений гусей, как это, к сожалению, часто случается с рекламируемыми природными объектами, способствовал быстрому увеличению числа иногородних и зарубежных любителей охоты на гусей и ведет к негативным последствиям. Подтверждением этому является практически полное исчезновение доможировских стоянок гусей в Ленинградской обл., еще совсем недавно мало уступавшим олонецким по мощности. Для олонецких полей показано, что гуси сразу же покидают неохранные сельскохозяйственные угодья и уже в день открытия охоты концентрируются в заказнике. Не исключено, что какая-то часть гусей покидает стоянки из-за охоты. Но, что особенно примечательно, большая часть гусей продолжает оставаться на охраняемой территории даже после завершения охотничьего сезона (табл. 4).

Таблица 4

Сравнительная характеристика обилия гусей на охраняемых и неохранных участках Олонецких стоянок

Название участков	Период наблюдений	Число гусей, учтенных на автомобильных маршрутах				
		2000г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.
Неохраняемая территория	До открытия охоты	20446 (22,50%)	21131 (21,80%)	6089 (11,30%)	12040 (39,50%)	10186 (24,10%)
	Во время охоты	единично	единично	0	единично	единично
	После периода охоты	524 (1,10%)	58 (0,25%)	1 (0,013)	0 (0)	51 (2,10%)
Заказник	До открытия	70837 (77,50%)	75779 (78,20%)	47903 (88,70%)	18415 (60,50%)	32014 (75,9)
	После периода охоты	48800 (98,90%)	23329 (99,75%)	7617 (100%)	67854 (100%)	2359 (97,9)

Кряква – *Anas platyrhynchos* L. Гнездящийся, перелетный и пролетный вид на всей территории Европейского Севера России, в небольшом числе зимующий в Карелии, Архангельской, Мурманской, Ленинградской и других более южных областях (Андреев, 2007; Бианки и др., 1993; Данилов и др., 1977; Ивантер, 1968а; Зимин и др., 1993; Мальчевский, Пукинский, 1983; Фетисов и др., 1998; 2002; Храбрый, 1991; Черенков и др., 2009). Обитает на водоемах различных типов. Обычна на реках и озерах с обильной прибрежной и водной растительностью, но не избегает и черных ламб, каменистых озер. Часто устраивает гнезда на болотах и сырых лугах, по берегам мелиоративных канав и окраинам сельскохозяйственных угодий. На островах Белого моря гнездится вблизи пресноводных озер (Бианки, 1968), на море летом почти не встречается (Благосклонов, 1960). Может выводить птенцов на соленых озерах в приморской зоне. Гнездится в черте многих городов, в частности в Карелии, в Петрозаводске, Сортавале и Олонце. На всей территории Карелии кряква одна из самых обычных уток на гнездовании (Ивантер, 1968а), уступает, пожалуй, только цирку-свистунку (табл. 5).

Таблица 5

Распределение крякв в Карелии по различным типам водных угодий в гнездовой период; протяженность маршрутов 539 км (по: Ивантер, 1968)

Типы угодий	Птиц на 10 км	Встреч, %
Сырые луга, осоковые болота	4,6	8,4
Озера травянистого типа	27,8	37,5
Каменистые озера	6,3	5,4
Озера смешанного типа	14,4	25,0
Черные ламбы	1,8	1,5
Реки	5,1	12,5
Ручьи	1,2	6,2
Морское побережье	3,2	3,5

В заповеднике «Кивач» встречается на реках в мае – 2,9 пары/10 км побережья, в июле – 1,4 выводка/10 км побережья; на озерах смешанного типа – 2,7 пары и 2,5 выводка на 10000 га водопокрытой площади. За последние 20–30 лет численность гнездящихся в заповеднике крякв растет, что, связывают с прекращением здесь лесосплава на р. Суна и, как следствие этого, понижение

уровня воды во многих связанных с ней водоемах и зарастание их побережий (Захарова, 1990; Яковлева, 2006). По данным М. В. Яковлевой (2006) в настоящее время, по сравнению с концом 1980-х гг., численность кряквы весной в заповеднике «Кивач» возросла в 2–3 раза, хотя увеличения численности вида летом не наблюдается (рис. 4). Возможно, на новых местообитаниях проводят лето неразмножающиеся особи.

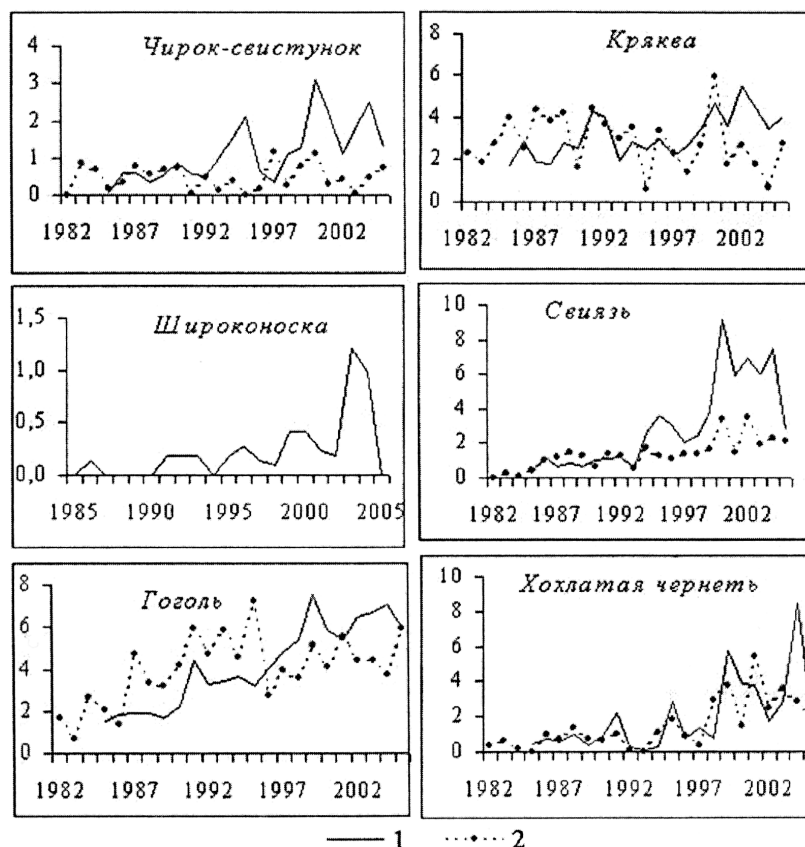


Рис. 4. Численность некоторых видов водоплавающих на модельных водоемах в мае 1985–2005 гг. (1) и в июле 1982–2005 гг. (2). По оси ординат – число особей на 1 км² (по: Яковлева, 2006)

На островах Онежского озера (Заонежье) летом 2–4 выводка крякв встречается на 10 км берега (Хохлова, Яковлева, 1984). В целом на севере Карелии плотность гнездования ниже, чем на юге, вследствие ухудшения кормовых и защитных условий.

Кряква населяют самые разнообразные водоемы, кроме озер с совсем голыми берегами, ручьев и горных рек, быстро реагируют на изменение условий и сразу заселяют вновь образовавшиеся водоемы. Численность вида в новых местообитаниях например, на вновь возникших в Ленинградской обл. Нарвском, Верхне-Свирском, Кременецком водохранилищах, может возрастать более чем в 10 раз (Мальчевский, Пукинский, 1983). Летом на плесах р. Лососинка, образующихся вследствие регулирования стока воды, в черте г. Петрозаводска, в июле-августе ежегодно отмечается по несколько разновозрастных выводка. В то же время, негативные изменения местообитаний, в частности, падение уровня воды и обмеление водоемов, влечет за собой перемещение уток в другие места, что отмечено и в Карелии (Ивантер, 1968а). Представление об этом дают учеты уток на модельных водоемах Кондопожского района, а также визуальные наблюдения миграций крякв в заповеднике «Кивач» (материалы В. Б. Зимина) и данные бальной оценки численности, полученные в результате опроса охотников (табл. 6). Приведенные в таблице цифры показывают, что количество гнездящихся уток, а также численность их на осеннем пролете даже в смежные годы изменяются в значительных пределах (в 2–6 раз).

Таблица 6

Изменение численности крякв по отдельным годам (по: Ивантер, 1968)

Показатели	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1960 г.	1961 г.	1962 г.
Число пар крякв, гнездящихся на модельных водоемах	4	8	5	9	4	12
Число птиц, отмеченных за месяц наблюдений пролета	нет данных	1620	273	672	184	1140
Бальная оценка численности	1,7	3,8	2,0	3,0	2,0	4,0

На Европейском Севере России в местах бобровых поселений кряквы, наряду с чирками-сви-стунками и обыкновенными гоголями, охотно заселяют бобровые пруды (Данилов, 1970; Семенов, 1975; Соловьев, 1991, цит. по: Данилов и др., 2007), причем число крякв в таких местах на 40 % больше, чем на подобных малых водоёмах.

Примерно в середине марта кряквы начинают отлетать с мест зимовок в городе. В весенних скоплениях птиц на полях южной Карелии кряквы всегда появляются первыми. Так, на лужах у животноводческих ферм их можно встретить уже в конце марта, но массовый прилет происходит в середине – конце апреля. Если прилет крякв опережает сроки появления временных водоемов с тальми водами на полях, где они обычно останавливаются, то птицы концентрируются на поймах рек (например, местами на р. Олонка концентрируется по 800–1000 птиц). Массовый пролет и остановки в местах весенних скоплений, в частности на олонекских полях, бывают непродолжительными и не превышают 10–12 дней. После исчезновения пролетных птиц, остаются лишь местные особи, гнездящиеся в данной местности (Зимин и др., 2007). По данным Э. В. Ивантера (1968а, средняя за 5 лет дата появления первых крякв в заповеднике «Кивач» – 19 апреля (крайние даты – 14 апреля 1959 г. и 27 апреля 1958 г.). Массовый пролет приходится на период вскрытия водоемов: в северных районах обычно 1–10 апреля, в южных – 20–30 апреля. В годы с поздней весной (например, 1958 и 1961 гг.) прилет крякв задерживался на 1–2 недели по сравнению со средней многолетней датой.

Перед линькой самцы кряквы группируются в стаи и отлетает к югу. В Карелии на линьку остается лишь незначительная часть селезней. Обычно они образуют скопления в наиболее благоприятных местах, например на озерах Боярском, Кончозере, Сандал и Куйто (Ивантер, 1968а). Первые их стаи (по 5–30 особей) отмечались уже в конце мая, но массовый отлет на линьку происходит обычно в конце июня – начале июля. Самки меняют оперение на местах гнездования и значительно позднее самцов.

Осенью наблюдаются два ясно выраженных пика миграции. Первый бывает в августе (отчасти он стимулируется открытием осенней охоты). Второй пик наблюдается в конце сентября – октябре. Заканчивается пролет в I декаде ноября (Мальчевский, Пукинский, 1983). В начале осенний пролет идет небольшими группами. В сентябре и особенно в октябре пролетные стаи кряквы состоят иногда из сотен и даже нескольких тысяч особей (табл. 7). Максимальное скопление отлетающих крякв было отмечено 3 октября 1963 г. на оз. Вялье – семь стай общей численностью свыше 3000 особей. Из гнездящихся в Ленинградской обл. уток на осенних охотах кряква добывается чаще всего. Она составляет почти 80 % охотничьих трофеев.

Таблица 7

Осенний пролет кряквы в Ленинградской обл. (по Мальчевский, Пукинский, 1983)

Сроки наблюдений	Число наблюдений при количестве птиц в стае						
	до 5	5–20	20–50	50–100	100–300	300–500	500 и более
Август	151	33	69	16	16	4	–
Сентябрь	141	44	121	38	8	–	–
Октябрь	39	9	10	18	56	45	3
Ноябрь	44	12	7	8	12	–	–
Итого	375	98	207	80	92	49	3

В Карелии осенний отлет и пролет крякв отмечается с конца августа – начала сентября и длится до конца октября (Ивантер, 1968а). Наиболее интенсивная осенняя миграция в эти годы отмечена в 1958 г., когда за 60 дней наблюдений было зарегистрировано около 3 тыс. крякв (табл. 8).

Таблица 8

Численность крякв на осеннем пролете 1958 г. (по: Ивантер, 1968)

Показатели	За все время наблюдений	В том числе по декадам:					
		15–24.09	25.0–04.10	05.10–14.10	15.10–24.10	25.10–03.11	04.11–13.11
Число птиц	2815	119	375	1785	426	83	27
То же в %	100	4,2	13,3	63,4	15,5	2,7	0,9
Среднее число уток в стае	39,2	4,3	38,8	92,8	47,9	8,3	5,4
Максимальное число птиц, отмеченных за день наблюдений	450	32	157	450	164	21	6

Направление осеннего пролета строго юго-западное. Число уток в стае колебалось от 5–10 до 100–200 и составляло в среднем 32,5. Пролет шел преимущественно в утренних и вечерних сумерках, а днем уток отмечали обычно на отдыхе. Лишь в дни валового пролета миграция их проходила в любое время суток, в том числе и в середине дня (Ивантер, 1968а)

По наблюдениям В. Б. Зимина (1965), в северо-восточном Приладожье во время осеннего пролета на местах кормежки скапливается до 300–400 птиц, но обычно величина стай не превышает 50 особей. В сентябре-октябре 1962 г. численность крякв была 1,7 особи/км береговой линии.

Отлет на зимовки происходит позднее, чем у других уток – в конце сентября – октябре, и завершается, когда начинают замерзать водоемы. Одиночные птицы и небольшие стайки крякв зимуют на незамерзающих участках водоемов, на порожистых реках и в водоемах со стоками термальных вод вплоть до самых северных границ Карелии (Зимин и др., 1993). В Петрозаводске с 1980-х годов зимует регулярно, в 1986 г. на очистных сооружениях регистрировались стаи до 100 птиц, в целом по городу – более 200 особей. С 1960-х годов много крякв зимует и в пределах г. Ленинграда и области (Мальчевский, Пукинский, 1983). В. М. Храбрый (1991) приводит следующие данные учетов зимующих крякв в г. Ленинграде: в период с 1979 по 1984 г. на незамерзающих водоемах отмечалось от 2000 до 10000 тыс. особей, в последующие годы численность стабилизировалась на уровне 5000 тыс. птиц.

Чирок-свистунок – *Anas crecca* L. Гнездящийся, перелетный и пролетный вид на всей территории Европейского Севера России в небольшом числе зимующий в Карелии, Архангельской и Ленинградской областях (Андреев, 2007; Бианки и др., 1993; Данилов и др., 1977; Мальчевский, Пукинский, 1983; Зимин и др., 1993; Фетисов и др., 1998; 2002; Черенков и др., 2009). В заповеднике «Кивач» отмечены зимовки одиночных особей на незамерзающих порогах р. Суны (Зимин, Ивантер, 1969). Известно несколько случаев зимовки этого вида в Ленинграде и области (Мальчевский, Пукинский, 1983; Храбрый, 1991).

Заселяет водоемы различных типов, в том числе лесные ручьи, мелиоративные канавы, лужи, где является преобладающим видом уток. Охотно гнездится на реках и озерах с развитой прибрежной растительностью, заселяет приустьевые участки лесных речек и особенно ручьев (табл. 9). Довольно часто встречается также на озерах смешанного типа и на осоковых болотах. Черных ламб и особенно каменистых озер избегает. На островах Белого моря гнездится по берегам пресноводных озер (Бианки, 1968). Отмечено гнездование свистунка в черте Петрозаводска. Изредка гнездится и на окраинах Ленинграда (Мальчевский, Пукинский, 1983; Храбрый, 1991).

Таблица 9

Распределение чирков-свистунков по типам водных угодий в гнездовой период; протяженность маршрутов 539 км (по: Ивантер, 1983)

Тип угодий	Число птиц на 10 км маршрута	
	абс.	%
Сырые луга, осоковые болота	3,3	6,7
Озера травянистого типа	24,1	49,2
Каменистые озера	0,9	1,8
Озера смешанного типа	5,7	11,6
Черные ламбы	1,7	3,5
Реки	4,0	8,2
Ручьи	9,3	19,0
Морское побережье	–	–

Численность чирка-свистунка в Карелии сравнительно высока: на 10 км маршрута по берегам водоемов учтено в гнездовой период в среднем 7,3 птиц этого вида, что составляет 13,8 % от общего числа водоплавающих и соответствует плотности 15–25 пар на 1000 га водных угодий (Ивантер, 1983). Сходные результаты дает и учет выводков. На 100 км² территории Карелии, по данным В. А. Москалева (1979, цит. по Ивантер, 1983), в среднем за 1971–1975 гг. приходится 3,3 выводка чирков-свистунков, или 21,4 % от общей численности гусеобразных всех видов.

По данным Э. В. Ивантера (1983), в 1950–1970-е годы численность чирка-свистунка в целом была выше в южной, чем северной Карелии (соответственно 11 и 3,9 птицы на 10 км маршрута). Тем не менее, распределение птиц по территории неравномерное. На водоемах близ с. Новинка (Олонецкий р-н) – 6 пар, в заливах оз. Сегозеро (Медвежьегорский р-н) – 9, на оз. Святозеро – 5 пар, на водоемах Маркеллицкого егерского участка (Пряжинский р-н) – 7, на озерах и реках в окрестностях с. Кажма (Заонежье) – 8, на озерах Сандал, Шайдомозеро и Эльмитозеро (Кондопожский р-н) – 5, у с. Суйстамо (бывший Сортавальский р-н) – 6 и в юго-восточных губах оз. Куйто (Калевальский р-н) – 6 пар.

Самая высокая численность чирков отмечена в заповеднике «Кивач» – 6–9 пар на 1 км² водопокрывтой площади. Там в 1950–1960-х годах на 1000 га водных угодий гнездились от 14 до 21 пары свистунков, этот вид не уступал по численности крякве (Зимин, 1973; Ивантер, 1983), однако в 1970–1980-х годах численность вида составляла не более 4,9 пары/1000 га, в среднем 2,8 (Захарова, 1990). Число гнездящихся свистунков было в 3–5 раз ниже, чем крякв, и в 2 раза ниже, чем гоголей или больших крохалей. В 1984–1991 гг. в «Киваче» в мае на реках встречалось 1,2 пары на 10 км маршрута, на ручьях – 2,7, на озерах смешанного типа – 2,7 пары/1000 га, на черных ламбах – 20,2; в июле соответственно 0,3 и 0,2 выводка/10 км и 0,5 и 4,4 выводка на 1000 га. Значительное снижение численности свистунка в целом по Карелии во второй половине прошлого столетия отмечает Э. В. Ивантер (1983). Вместе с тем, в том же заповеднике «Кивач» весенняя численность в 1985–2005 гг. возросла (рис. 4) при значительных ее колебаниях в разные годы (Яковлева, 2006). В Мурманской обл. сокращение численности вида зарегистрировано начиная с 1930-х годов прошлого века (Благосклонов, 1960).

Холостые самки и завершившие брачный сезон селезни сбиваются в стайки с начала 2-й декады июня, их число возрастает к июлю (Ивантер, 1983; Мальчевский, Пукинский, 1983). Чаще всего наблюдаются мелкие стайки, состоявшие из 5–20 селезней, реже группы в 20–50 птиц, но встречаются стаи по 50–100 селезней. Линяющие в пределах Европейского Севера России селезни чирка-свистунка – явление довольно обычное. Тем не менее, здесь, безусловно, остается линять меньшая часть местных птиц. Большинство их, собираясь в стаи, совершает летнюю миграцию и уходит на линьку за пределы региона. В Карелии отлет самцов на линьку начинается в конце июня – начале июля и заканчивается в конце июля. Самки при выводках линяют поздно, интенсивная смена контурного оперения наблюдается у них только в августе.

В Ленинградскую обл. передовые особи чирка-свистунка прилетают в первой половине апреля (5–14 апреля), а массовый пролет идет с конца этого месяца и продолжается до середины мая. Птицы продвигаются с частыми остановками, но скопления на водоемах, как это типично для кряквы, для чирка-свистунка не характерны. На пролете птицы этого вида не образуют больших стай и чаще перемещаются по 5–20 особей. Очень редко встречаются стаи по 50–100 чирков (Мальчевский, Пукинский, 1983)..

В Карелии (Ивантер, 1983) весенний прилет и пролет чирков-свистунков происходит позднее, чем кряквы на 1–1,5 недели и совпадает с началом вскрытия водоемов. Средняя многолетняя дата прилета для южных районов – 19 (14–25) апреля, а для заповедника «Кивач» – 27 апреля (22 апреля – 5 мая). Пролет происходит также небольшими стаями по 15–30, до 40 птиц, ночью и в первые два часа утренних наблюдений, в северном и северо-восточном направлении на высоте 50–150 м. Иногда скопления чирков на дняках отмечается на обширных осоковых болотах по несколько десятков и сотен особей. На с/хозяйственных угодьях в южной Карелии на временных водоемах с талой водой отмечались как одновидовые стаи до 60 особей, так и смешанные группы по несколько сотен особей из разных видов речных уток (Зимин и др., 2007). Весенний пролет в южной Карелии завершается в середине второй – начале третьей декады мая, в северной – в конце этого месяца. Доля

чирков в общем потоке пролетных речных уток по наблюдениям в северо-восточном Приладожье (Ивантер, 1983) варьирует в разные годы от 12 до 32 %.

Регулярный осенний пролет в Ленинградской обл. начинается в последних числах августа и продолжается до конца октября. Основная масса птиц летит через область в сентябре (табл. 10).

Таблица 10

Осенний пролет чирка-свистунка в Ленинградской обл. (по: Мальчевский, Пукинский, 1983)

Срок наблюдений	Число наблюдений при количестве птиц в стае				
	до 5	5–20	20–50	50–100	100–300
Август	130	105	74	46	2
Сентябрь	122	146	174	72	31
Октябрь	125	51	38	12	6
Итого	377	302	284	130	39

В Карелии до 5 сентября чирки встречаются одиночками и небольшими группами чаще всего в заливах крупных озер и в заросших устьях рек и ручье. Пролет птиц северных популяций к этому времени еще не начинается, но местные птицы в конце сентября собираются в стаи по 10–15 особей, а затем в более крупные. Осенью на водоемах в заповеднике «Кивач» в стаях насчитывалось до 50 птиц (Ивантер, 1983). По наблюдениям Л. А. Гибет (цит. по: Ивантер, 1983), в 1950 г. в Калевальском р-не Карелии стаи из 30 свистунков были обычны, на некоторых водоемах останавливалось до 300 птиц. В северо-восточном Приладожье в сентябре 1962 г. В. Б. Зимин (1965) отмечены стаи чирков-свистунков до 400–500 особей. В самом конце сентября местные птицы окончательно покидают район гнездования, а на их место прилетают транзитные особи с севера: 2–8 октября наблюдается пик пролета чирков. Последний раз они были отмечены 19 октября (Ивантер, 1983).

Связь – *Anas penelope* L. Гнездящийся, перелетный и пролетный вид на всей территории Европейского Севера России (Андреев, 2007; Бианки и др., 1993; Зимин и др., 1993; Мальчевский, Пукинский, 1983; Черенков и др., 2009), но на широте Псковской обл. на гнездовании встречается очень редко (Фетисов и др., 2002).

Для размножения предпочитает мелководные зарастающие озера, реже – реки. В Карелии (Ивантер, 1981) гнездится на зарастающих травянистых озёрах (3,4 особи на 10 км; 76,5 % встреч) и заливах крупных озёр смешанного типа (1,2; 22,2 %). Реже гнездится на обширных осоковых болотах с открытыми плёсами, в заросших устьях больших рек и, редко, на чёрных ламбах. Селится также на островах Белого моря, в том числе и на маленьких лишенных древесной растительности островках без пресноводных водоемов (Бианки, 1968).

На гнездовье в Мурманской и Архангельской обл. связь обычна, местами многочисленна: от 2–4 до 100 и больше особей/км² (Бианки и др., 1975; Благосклонов, 1960). В Костомукшском заповеднике и его окрестностях по результатам обследований 1970–1980-х годов связь – обычный гнездящийся вид с плотностью гнездования 0,7 пар/1000 га (Данилов и др., 1977; Сазонов, 1997). В национальном парке «Паанаярви» в 1980-х годах на гнездовании была довольно редка (Сазонов, 1997). В южной Карелии на большей части территории редка (Нейфельдт 1958; Хохлова, 1977; Носков и др., 1981). По данным Г. А. Новикова (1935), в 1934 г. в Пудожском р-не между Водлозером и Сумозером встречалась летом очень редко. Э. В. Ивантер (1981) отмечает заметное сокращение численности связи в Карелии. Однако в заповеднике «Кивач» наблюдается обратная картина. В 1950–1970-х годах связь встречалась здесь лишь как редкий мигрант (Зимин, Ивантер, 1969), а с 1985 г. регулярно размножается в «Киваче», особенно в мелководных зарастающих заливах оз. Сундозеро и в других озерах. Сейчас численность связи в мае на озерах с богатой прибрежной растительностью (рис. 4) составляет 8–11 особей/км² (в основном мигрантов), в июне снижается и равняется примерно 1–2 пар/км² (Яковлева, 2009). На пролете в заповеднике в настоящее время связь является одним из наиболее многочисленных видов, в сентябре отмечаются скопления до 400 птиц (Зимин и др., 1993). Предполагают, что рост численности связи в «Киваче» связан с обмелением и зарастанием части водоемов. На остальной территории, главным образом на пролете, также обычна или многочисленна. На р. Шуе (Прионежский р-н) весной встречались стаи до 140 особей.

По данным учетов Л. О. Белопольского, выполненных осенью 1954 г. в Сумском заливе Белого моря, свиязь была наиболее обычным видом уток (Зимин и др., 1993). Во время учетов мигрирующих птиц и их скоплений с судна на Белом море в конце сентября – 1-й декаде октября 1999 и 2004 гг. свиязь также была самым многочисленным видом речных уток (Lehikoinen et al., 2006). В 1999 г. в заливе Ухталаhti отмечено 10 тыс. особей и до 6 тыс. в смешанных стаях с другими утками у западного побережья Онежского залива в р-не Сухое и Вирма, в этих местах осенью и раньше отмечались концентрации вида (до 25 тыс. особей), но самое крупное скопление наблюдали в Ун-ской губе недалеко от пос. Пертоминск (примерно 55 тыс. особей). На юге, в северо-восточном Приладожье в 1960-х годах у о. Лункулансари в осенних скоплениях свиязь была одной из самых многочисленных речных уток, численно уступала лишь крякве и чирку-свистунку (Зимин, 1965).

Весной транзитный пролёт и прилёт местных свიაзей в гнездовую область совпадает со вскрытием водоёмов, что в южной Карелии происходит в среднем – 29 апреля (24 апреля – 7 мая), в северных же районах они появляются обычно в начале второй декады мая, в Ленинградской обл. – обычно 13–15 апреля. Миграция происходит в основном ночью, реже днем плотными (до 100 и более особей) стаями (Ивантер 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983).

Осенью отлет местных птиц и транзитный пролёт свиязи начинается в конце августа и продолжается весь сентябрь, захватывая иногда и октябрь. Летят свиязи обычно небольшими стайками до 10 птиц или в смешанных стаях вместе с шилохвостами и кряквами. В 1959 году наиболее интенсивный пролёт свиязей отмечен во второй пятидневке октября, а в 1961 – 20–25 сентября и 16–20 октября (Ивантер, 1981).

По анкетным данным в Карелии ежегодно добывается около 15 тыс. этих птиц (Ивантер, 1981), что составляет 8–10 % всех отстрелянных водоплавающих птиц, уступая лишь крякве, чирку-свистунку и некоторым видам нырковых уток.

Шилохвость – *Anas acuta* L.. Гнездящийся и пролетный вид на большей части территории Европейского Севера России (Андреев, 2005; Бианки и др., 1993; Зимин и др., 1993; Мальчевский, Пукинский, 1983; Черенков и др., 2009), однако на широте Псковской области встречается редко (Иванов, 1976). Селится на озерах и реках с хорошо развитой прибрежной растительностью. Обычно на островах и побережье Белого моря, в других местах, чаще встречается на пролете и редко на гнездовании. В заповеднике «Кивач» гнездится не ежегодно, выводки встречены лишь несколько раз. На юго-восточном побережье Ладоги обычна на весеннем пролете, а в гнездовое время встречается редко: в 1968–1992 гг. 1 пара на 25 км береговой линии (Носков и др., 1981; Зимин и др., 1993).

В Мурманской обл. численность шилохвости в 1958–1987 гг. по сравнению с 1931–1951 гг. сократилась (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991). В конце прошлого века в разных местах области плотность населения в гнездовой период составляла от 6–10 до 100 особей/км² (Бианки и др., 1993).

Как и другие речные утки, весной часто встречается на полях. В начале мая в окрестностях с. Шуя (Прионежский р-н) можно было насчитать за день до 320 птиц, в том числе стаи до 180 особей; в Пряжинском р-не на полях сельхозмелиорации – более 5 птиц на 1 км маршрута. В заповеднике «Кивач» на пролете редка, встречается отдельными парами и группами по 3–4 птицы, изредка регистрируются стаи до 30 особей (Зимин и др., 1993).

Наиболее ранний срок прилета в Ленинградской обл. датируется 9 апреля, но обычно позднее – в начале – второй половины месяца (Мальчевский, Пукинский, 1983). Пролет проходит в сжатые сроки, обычно идет вдоль крупных водоемов в темное время суток, как правило, во второй половине ночи и на утренней заре. Так, в 1961 г. в восточной части Финского зал. через пункт наблюдений 19 апреля пролетело 2500 особей, 22 апреля – 1500, а с 23 по 26 апреля – всего 280 птиц, после чего пролет практически кончился. На отдых и кормежку шилохвости останавливаются на открытых берегах и залитых талой водой лугах и сельскохозяйственных угодьях. С окончанием паводка пролет заканчивается, а оставшиеся птицы приступают к гнездованию.

Скопления селезней, мигрирующих на линьку, в пределах Ленинградской обл. и Карелии не наблюдаются, вероятно, у нас линяют лишь небольшое число местных размножающихся птиц. Летные самцы с перелинявшими маховыми перьями начинали встречать с первых чисел августа, а с середины этого месяца можно наблюдать суточные перелеты на кормежку, там, где есть поля с зерновыми культурами, в других местах такие перелеты выражены слабо.

Осенний пролет шилохвости на Северо-Западе России происходит в сентябре небольшими стаями и выражен слабо.

Хохлатая чернеть – *Aythya fuligula*. Хохлатая чернеть гнездящийся и пролетный вид на территории Европейского Севера России (Андреев, 2007; Бианки и др., 1993; Зимин и др., 1993; Ильинский, Фетисов, 1998; Мальчевский, Пукинский, 1983; Фетисов и др., 1998, 2002; Черенков и др., 2009). В гнездовое время предпочитает озера и реки с богатой прибрежной растительностью, травянистые болота, но встречается и на небольших лесных ламбах. На Ладожском озере гнезда устраивает среди камней и травы на безлесных островках, в небольшом количестве гнездится на островах и побережье Белого моря. В заповеднике «Кивач» обычна, но размножается почти исключительно на оз. Сундозеро, являясь там наиболее многочисленной из уток, причем нередко образуя групповые поселения (до 8 гнезд). По данным Э. В. Ивантера (1968б), на 10 км маршрута, проложенного по берегам водоемов, весной учтено 2,6 особей этого вида (2,5 % от общего числа встреч водоплавающих), в гнездовый период – 1,2 (3 %), осенью 0,9 (1 %). В основных гнездовых стациях учтено: в заросших поймах больших рек 4,1 особи на 10 км (72,4 % встреч), на травянистых озерах – 2,5 на 10 км (15,3 %), а во второстепенных гнездовых стациях – на озерах смешанного типа – 0,7 (8,7 %) и черных ламбах – 0,2 (3,6 %).

В Ленинградской области, где хохлатая чернеть особенно многочисленна, она гнездится на сплавиных, на залитых водой кочкарниках, занимает старые торфяные карьеры, встречается по тихим заводям крупных рек, особенно многочисленна на Раковых озера, Нарвском водохранилище и заводах южной Ладоги. Гнезда хохлатая чернеть часто располагаются в колониях чайковых птиц. Этот вид нырковых уток не избегает городов: селится на Лахтинском разливе и побережье Невской губы и в других местах Санкт-Петербурга (Храбрый, 1991). Последние десятилетия в гнездовое время встречается на некоторых водоемах в черте городов Петрозаводска (в частности, на тихих плесах р. Лососинка) и Сортавала (оз. Анукка, болото в черте города). В. М. Храбрый (1991) высказывает предположение, что с конца 1980-х годов прошлого столетия хохлатая чернеть стала расселяться по водоемам городов, подобно тому, как в начале 1970-х годов то же самое наблюдалось у краквы.

Численность хохлатой чернети может существенно варьировать по годам. Так, в заповеднике «Кивач» на протяжении последних 50-ти лет ее численность характеризовалась следующим образом: в 1957–1959 гг. вид был обычен на гнездовье, но позднее встречался лишь на пролете (Зимин, Ивантер, 1969), с 1980-х гг. вновь регулярно размножался, а с конца 1990-х гг. численность существенно выросла, тем не менее, наблюдаются межгодовые вариации (Яковлева, 2006). Так на оз. Сундозеро в начале июня плотность населения достигает 3,7 пар/км², а в июле (вероятно, за счет неразмножающихся или потерявших кладку птиц), достигает 14 особей/км² (рис. 4).

В Карелии весной передовые особи появляются, в зависимости от хода весны, уже в 1 декаде апреля, но обычно в конце 2-й декады этого месяца. Массовое появление птиц в южной Карелии совпадает с освобождением водоемов ото льда и приходится на конец апреля – 1-ю декаду мая (Зимин и др., 2003). По данным Э. В. Ивантера (1968б), средняя дата появления первых птиц за ряд лет – 26 апреля (16 апреля 1959 г – 6 мая 1961 г.), а массовый пролет – в первых числах мая (на севере Карелии – во второй декаде) и заканчивается в середине этого месяца. Число птиц в стае – от 5–10 до 80, в среднем 28,4.

Уже с конца мая до 20-х чисел июня самцы собираются в стаи для отлета на линьку, т.к. большинство их, по-видимому, меняет оперение за пределами мест гнездования. В середине – конце июня мигрирующие на линьку самцы в значительном числе отмечаются на Ладоге (Носков и др., 1981).

На Белом море осенью хохлатая чернеть в большинстве пунктов встречается единично или её нет вовсе (Бианки и др., 1975). Больше их отмечено в р-не г. Кеми в 20-х числах сентября (Lehikoinen et al., 2006). На юге Карелии и в более южных областях в начале сентября у хохлатой чернети начинаются предотлетные кочевки, а к концу сентября – началу октября большинство птиц покидает пределы региона, что совпадает по времени с массовым пролетом особей, гнездившихся севернее. Наиболее интенсивная миграция зафиксирована с 25 сентября по 5 октября (Ивантер, 1968б). Большинство стай летит на запад (64 % мигрантов) и юго-запад (25 %), остальные – в южном и юго-восточном направлении. Размер стай колеблется от 5–8 до 90 птиц, в среднем 15,6. Летят они обычно на высоте 50–300 м, причем тем выше, чем крупнее стая и меньше облачность и сила

ветра. Последние стаи хохлатой чернети могут быть встречены у нас в начале ноября (Зимин и др., 1993; Мальчевский, Пукинский, 1983).

Гоголь *Vicephala clangula* (L.). Гнездящийся, перелетный и пролетный вид на всей территории Европейского Севера России (Андреев, 2007; Бианки и др., 1993; Брагин, 1974, 1981; Зимин и др., 1993; Ивантер, 1965, Мальчевский, Пукинский, 1983; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991; Черенков и др., 2009; Фетисов и др., 1998, 2002; Храбрый, 1991). Зимовки одиночных особей и небольших стаяк отмечены на незамерзающих участках водоемов в Карелии, Мурманской и Ленинградской областях, как в антропогенном ландшафте, так и вдали от жилья человека. На островах Белого моря гнездится редко, поскольку не находит пригодных дупел (Бианки, 1968), но хорошо заселяет искусственные гнездовья (Брагин, 1974, 1981)), в среднем 35 % (24–47 %), при этом средняя заселяемость долбленых дуплянок составляет 46 %, ящичных – 29 %. В Ленинградской обл. и Карелии (Мальчевский, Пукинский, 1983; Зимин и др., 1993) гоголь селится по берегам мелких лесных ламб, рек, озер, нередко занимает дупла желны, выдолбленные в живых хвойных деревьях и сухих, осин, растущих в непосредственной близости (20–300 м) от берега озера или реки, реже – вдалеке от него (до 1–3 км).

Плотность гнездового населения в значительной степени зависит от наличия мест для гнездования и может быстро увеличиваться за счет развески искусственных дуплянок. На юго-восточном побережье Ладожского озера гнездится около 1 пары на 1 км береговой линии. В заповеднике «Кивач» гоголь уступает по численности лишь крякве. В 1984–1991 гг. в мае на 10 км маршрута по рекам встречалось 2,6 пары, в июле – 0,5 выводка (на разных реках – от 0 до 1,2 выводка на 10 км); на озерах смешанного типа – 5,9 пары и 3,0 выводка/1000 га (Зимин и др., 1993). За последние десятилетия, по сравнению с началом 70-х годов прошлого века, в связи с прекращением лесосплава по р. Суне, плотность гнездового населения гоголя в заповеднике и весной и летом значительно возросла (рис. 4), причем весенняя плотность за 20 лет увеличилась почти в 4 раза и составляет в последние годы около 3,4 пар/км² (Захарова, 1990; Яковлева, 2006). В Мурманской области (Лапландский заповедник) в 1960–1970-х годах при достаточном числе пригодных для гнездования мест (искусственных гнездовий) средняя численность гоголя по данным А. Б. Брагина (1981) равнялась 9,4 особи/10 км учетного маршрута, проводимого в 1-й половине августа (табл. 11). В целом для таежной зоны Кольско-Беломорского региона плотность населения составляет от 2–4 до 100 особей/км² (Бианки и др., 1993).

Таблица 11

Количество водоплавающих на 10 км учетного маршрута (общей протяженностью 110 км) в первой половине августа (по: Брагин, 1982)

Показатели	Годы наблюдений				
	1969	1970	1971	1972	1973
Особей	8,8	10,9	8,5	9,2	9,6
Выводков	1,5	2,0	1,3	1,7	2,0

С 1960-х гг. на сопредельных с Карелией территориях отмечено сокращение численности гоголя (Мальчевский, Пукинский, 1983; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

Весной в Ленинградской области (Мальчевский, Пукинский, 1983) первые гоголи иногда появляются уже в середине марта, когда большинство водоемов находятся подо льдом. Пик прилета и пролета гоголя приходит на вторую половину апреля, причем птицы летят и днем, и ночью. На больших водоемах (Финский зал. и Ладожское оз.) они появляются несколько и раньше, чем на внутренних водоемах. Весной гоголи мигрируют чаще небольшими стайками по 6–8, реже до 30 птиц. Соотношение полов в них обычно равное, т.к. многие особи прилетают в гнездовую область уже парами. На остановках самцы активно токуют.

В Онежском заливе Белого моря прилет отмечали 20 апреля – 08 мая, в среднем – 30 апреля (Черенков и др., 2009). В апреле – середине мая гоголи держатся парами или небольшими группами (менее 10 особей). В середине – конце мая стаи состоят в основном из самцов. В конце мая – начале июня самцов придерживаются морских мелководий, а в июне – начале июля – отмечаются на всей

акватории залива. Крупные стаи от 200 до 1000 особей регулярно наблюдаются в районе Соловецкого архипелага и о-ва Жижгин. Здесь летом у птиц проходит линька маховых перьев (Бианки, 1968; Бианки и др., 1975). По окончании линьки гоголи продолжают держаться по кормным морским мелководьям.

На Ладоге летние миграции гоголей проходят во второй половине июля – начале августа, но уже в 1-й половине июня у островов Северо-западного архипелага держатся стаи по 50–130 не размножающихся или уже собирающихся на линьку особей (Кондратьев, Лапшин, 2001). Заметные перемещения молодых птиц, поднявшихся на крыло, начинаются в конце августа. Они начинают отлетать из этих мест, вероятно, на озера Ильмень и Чудское, где в эти сроки наблюдается первое осеннее повышение численности этого вида.

Отлет местных гоголей проходит в первой половине сентября, а пролет транзитных стай через Онежский залив – с конца этого месяца (Бианки и др., 1975). Заметный пролет проходит через губы Унская и Ухта и у о-ва Жижгин (Lehikoinen et al., 2006). Пролет заканчивается обычно в последней декаде октября, но отдельные особи задерживаются даже до середины ноября.

Осенью в «Киваче» на кормежке наблюдали скопления до 200, а на Ладожском озере – до 100–150 гоголей. В сентябре-октябре по учетам в северо-восточном Приладожье отмечали 0,7 птиц на 1 км береговой линии (Зимин, 1965; Зимин и др., 1993).

Транзитный осенний пролет северных популяций через Ленинградскую область и Карелию идет широким фронтом небольшими стаями по 12–30 особей с конца сентября до конца октября с пиком в конце сентября – начале октября. Скопления по 50–70 птиц наблюдаются довольно редко.

Синьга – *Melanitta nigra* (L.). Очень редкий гнездящийся на северо-западе Ладожского озера и на Белом море, немногочисленный летующий и редкий зимующий вид, но многочисленный на пролете. В конце XIX в. синьга, видимо, гнездилась на оз. Сегозеро и Уйкярви, в 1927 г. – на Ладожском озере в районе пос. Куркиёки (Koskimies, 1979). В 1919 г. на островах Мантсинсаари и Лункулансаари отмечалась только как пролетный вид (Merikallio, 1943). 14.07.43 г. в этом же районе у п-ова Уксалонпя видели 5 самцов синьги (Paatela, 1947).

За два летних сезона наблюдений в северо-западной Ладоге около о. Селькямарьянсаари только один раз (1.07.68 г.) встретили одиночного самца. В настоящее время этот вид в северной части Ладожского оз. летом отмечается значительно чаще. По данным Е. Михалевой и У. Бириной (1997) летние встречи были отмечены 24 июня 1992 г и 26 июня 1993 г на о. Валаам, с 17 по 22 июня 1993 г. две пары держались на Крестовых островах. А. Кондратьев и Н. Лапшин (2003) наблюдали одиночную особь 11 июня 2000 г. у о-ва Мюкерикку, а 31 августа 1999 г. 2 самцов и самку – у о-ва Кильпола. По данным Пакаринен и Сиикавирта (Pakarinen, Siikavirta, 1993), синьга гнездится на островах архипелага, однако прямых наблюдений эти авторы не приводят. На одном из островков близ о-ва Хейнясенма мы нашли расклеванное чайками яйцо кремового, как у синьги, цвета с размерами скорлупы 46х65 мм – т.е. предположительно принадлежащее этому виду (Кондратьев, Лапшин, 2003).

На Белом море синьга гнездится в небольшом количестве на Соловецких островах (Бианки и др., 1975; Черенков и др., 2009). На водоемах тундровой и лесотундровой зон Мурманской и Архангельской областей на гнездовании обычна и даже многочисленна – от 6–10 до 100 особей/км² (Бианки и др., 1993).

На весеннем и осеннем пролете на Беломоро-Балтийском пролетном пути синьга бывает одним из самых массовых видов уток. Для нее очень характерны и летние миграции самцов на линьку (Бианки, 1968; Бианки и др., 1975; 1993; Носков и др., 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983; Зимин и др., 1993).

Весенний пролет синьги начинается обычно во второй декаде мая и продолжается около двух недель, отдельные стаи пролетают уже в июне. В Ленинградской обл. пролет происходит в районе Выборгского залива и на севере Карельского перешейка, где вечером можно насчитать несколько десятков тыс. особей птиц. Так в окрестностях г. Выборга в конце мая 1968 г. за несколько часов наблюдений, с 19 до 23 час. насчитывали до 100 тыс. пролетающих птиц (Мальчевский, Пукинский, 1983). С помощью радара установлено, что средняя высота полета весенних стай над морем 200–300 м, а над сушей – 1050 м (200–4200 м). Используя метод радара, показано, что за весну из южной Финляндии через Выборгский залив пролетает около 500 тыс. птиц (Bergman, Donner, 1964; Donner,

1965, цит. по: Мальчевский, Пукинский 1983). Всего же Беломоро-Балтийский пролетный путь, несомненно, использует гораздо большее число птиц, т.к. в целом популяция синьги, зимующая в Западной Европе и мигрирующая через Белое море, насчитывает 1 млн. 600 тыс. особей (Delany, Scott, 2002). Весной пролет синьги на всей трассе от Балтики до Белого моря идет без остановки даже при значительной облачности, хотя птицы предпочитают попутный ветер в 3–5 м/сек. Онежский залив Белого моря синьга минуют, как правило транзитом и скапливаются у Зимнего берега и в Мезенской губе, где она оказывается самой массовой уткой на море. В поздние весны сотенные стаи синьги отмечались у Соловков (Черенков и др., 2009).

Летняя миграция самцов – очень характерна для северо-западных областей России. Она продолжается с конца июня до первых чисел августа и имеет характер массовых перемещений к местам линьки в Северном море, часть птиц при этом делает продолжительные остановки в местах, богатых кормом на Белом море, вдоль западного берега Ладожского озера и на Финском заливе.

На Белом море в зависимости от погодных условий года с середины июня – до начала августа (Бианки и др., 1975) селезни синьги перемещаются из районов гнездования через акваторию Онежского залива, но, вероятно, основная масса птиц летит от о-ва Жижгин и Унской губы (Архангельская область) через Восточную Соловецкую салму к западному берегу в район с. Нюхчи, Вирмы и губы Нименьги (Черенков и др., 2009). Здесь образуются их тысячные стаи-скопления перед перелетом через материк до Ладожского озера и Финского залива. При старте синьга кругами набирает большую высоту до полного исчезновения из вида, смещаясь в юго-западном направлении в сторону материка.

Массовый пролет синьги наблюдается и по восточному берегу Ладоги (Носков и др., 1981), когда за сутки пролетает до 10 тыс. селезней синьги. Во внутренних районах региона мигрирующие в июле на линьку селезни отмечаются реже и не в таком количестве (до 25–100 птиц). Вероятно, над сушей они пролетают на очень большой высоте и не фиксируются обычными методами наблюдения, кроме того, летняя миграция селезней проходит у нас более широким фронтом, чем весенняя.

С середины – конца августа по конец октября на Белом море проходит осенняя миграция синьги, которая хорошо прослеживается на о-вах Жужмуи и по Поморскому берегу. В ней участвуют в основном самки и молодые птицы (Бианки и др., 1975; Черенков и др., 2009). Характерны две волны пролета: в конце августа – начале сентября и в начале – середине октября (Скокова, 1960). Российско-финские экспедиции 1999 и 2004 гг., которые проходили в последней декаде сентября – первой декаде октября насчитали соответственно около 15 и 42,5 тыс. особей синьги (Lehikoinen et al., 2006). Больше всего пролетных птиц отмечена у о-ва Жижгин (более 9 тыс.), к северу от Сумской губы (около 10 тыс.), в районе Куз-губы (около 4,2 тыс.), в Унской губе у пос. Пертоминск (около 2,5 в 1999 г. и около 7,4 тыс. в 2004 г.) и о. Хедостров (около 6000 в 2004 г.). В отдельные годы часть птиц задерживается на Белом море до начала ноября (Бианки и др., 1975).

В Ленинградской области и Карелии осенью миграцию синьги отмечают обычно с конца сентября, большинство птиц летит во второй половине октября, а часть птиц задерживается на крупных водоемах до конца ноября. Поток мигрантов так же как на Белом море составляют в основном молодые птицы и самки. Генеральная трасса миграции проходит через Белое море, Ладожское оз., Карельский перешеек, Неву и Финский залив. Через устье р. Свирь (Носков и др. 1981) за осень пролетает до 150–200 тыс. птиц.

Отдельные особи синьги и стайки до 20 экз. в конце октября – начале ноября обычны даже в черте Санкт-Петербурга на полыньях Невы, задерживаются до полного замерзания реки.

Морянка – *Clangula hyemalis* (L.). Редкий гнездящийся, немногочисленный летующий, редкий зимующий, но один из наиболее многочисленных из Гусеобразных пролетный вид на Европейском Севере России (Мальчевский, Пукинский, 1983; Бианки и др., 1993; Зимин и др., 1993). Значительная часть зимующей в Европе популяции морянки (4, 6 млн. особей) мигрирует по Беломоро-Балтийскому пролетному пути (Delany, Scott, 2002; Lehikoinen et al., 2006).

В 1940-х годах вид гнезвился на Ладожском озере. Выводки и летующие особи встречались на островах Крестовые, Мюкериккю, Хейнясенма (Paatela, 1947). В 1990-х и начале XXI века у некоторых островов Валаамского и Северо-западного архипелагов разными исследователями отмечались одиночки пары и небольшие группы (до 21 особи) морянок, а у о-ва Хейнясенма, было найде-

но брошенное яйцо, по окраске и размерам подходящее для морянки (Медведев, Сазонов 1994; Pakarinen, Siikavirta 1993; Кондратьев, Лапшин, 2003). Эти факты не исключают того, что морянка может продолжать гнездиться на островах архипелага, однако достоверных находок ее гнездования в последние десятилетия нет.

Основной миграционный путь этого вида проходит от Финского залива в Ленинградской области через Карельский перешеек и Неву к Ладожскому оз. Материковую часть территории Карелии большинство птиц преодолевают транзитом и на внутренних водоемах встречаются значительно реже, особенно весной (Мальчевский, Пукинский, 1983; Зимин и др., 1993). Тем не менее, морянка, в отличие от синьги и турпана, летит через область не только транзитом, но многие стаи оседают на озерах Карельского перешейка, где отдыхают и кормятся, затем продолжают полет к Белому морю. Большинство таких стай состоят из 5–20 особей, транзитные же стаи обычно состоят из нескольких сотен птиц.

Весенний пролет морянки происходит во второй – третьей декадах мая, самые поздние стаи отмечались 3–5 июня (Nyberg, 1930; Putkonen, 1936, цит. по Мальчевский, Пукинский, 1983). В начальной части миграционного пути пролет морянки наиболее выражен на Карельском перешейке в районе Выборгского залива, р. Вуокса, Раковых озер, Приозерска и Кавголовских высот, где за день отмечалось до 150 стай морянки и около 25 тыс. особей за весну. В 1960–1980-х годах вид являлся также одним из самых массовых мигрирующих уток в юго-восточном Приладожье, насчитывающий сотни тысяч особей (Носков и др., 1981), но в 1990-х годах произошло резкое снижение количества мигрирующих птиц до десятков особей (Носков, Смирнов, 1998); сейчас морянка практически не встречается в районе Свирской губы (Стариков и др., 2009а,б).

Весной Белое море, в частности Онежский залив, морянки пролетают малозаметно, без остановок. Во вторую – третью декады мая и в начале июня можно наблюдать транзитные стаи, перемещающиеся на большой высоте и насчитывающие сотни тысяч особей, что составляет существенную долю от зимующих в Западной Европе птиц (Черенков и др., 2009).

Летом на Белом море морянки поодиночке или небольшими стайками встречаются практически по всей акватории Онежского залива. Они придерживаются открытых побережий и скалистых или каменистых островков, избегая мелководий, однако В. В. Бианки (1968) и В. Д. Коханов (1977) не приводят морянку как летующий вид для Онежского залива.

Летние миграции самцов для морянки менее характерны, чем, например, для синьги. На Ладоге и озерах Карельского перешейка в скоплениях турпана и синьги отмечали лишь небольшие стайки этого вида. А. С. Мальчевский и Ю. Б. Пукинский (1983) предполагают, что, вероятно, большая часть самцов морянки во время летней миграции на линьку летит западнее или пролетает область транзитом на большой высоте, на которой визуальные наблюдения невозможны. Считают также, что в Западной Палеарктике самцы вскоре после начала насиживания покидают места гнездования и перемещаются в район линьки, которая происходит недалеко от мест гнездования, на озерах или на море (Stamp, Simmons, 1977).

Осенью морянка на Белом море встречается по всему Онежскому заливу и на прилегающих участках материка (Бианки и др., 1975; Корнеева и др., 1984). Большая часть популяции летит через залив от о-ва Жижгин к губам Вирьмы и Сорокской. Второй пролетный путь морянки проходит к Поморском берегу от губы Ухта, куда они попадают из Унской губы. Пролет начинается в середине сентября, проходит в сжатые сроки, а наиболее массовым бывает в начале – середине октября. При этом имеют место два пика: в первой и второй-третьей декадах октября (Бианки и др., 1975). Тогда на Жижгинско-Жужмуйской пролетной трассе за день наблюдали от 47,0 тыс. (1961 г.) до 103,8 тыс. (1999 г.) 54, 0 тыс. (2004 г.) морянок (Lehikoinen et al., 2006). Тогда же в 2004 г. более 20 тыс. птиц отмечено у архипелага Жужмуй и 40 тыс. – в Сорокской губе. Осенняя миграция продолжается до последних чисел октября, в годы с теплой осенью – до начала – середины ноября. Небольшое количество морянок зимует на полыньях Онежского залива (Бианки и др., 1975). Стаи морянок до 150 особей отмечены в начале – середине марта 2006 г. на полыньях у о. Мал. Муксалма (Черенков и др., 2009).

Южнее, в Карелии и Ленинградской обл. осенний пролет проходит с конца сентября, но в массе – во второй половине октября. В этот период стаи морянок можно встретить на многих водо-

емах. Часть их попадает к нам из Финляндии (Мальчевский, Пукинский, 1983). Крупные стаи летят вдоль восточного Приладожья. Так, в Свирской губе в конце октября иногда за день пролетало 10–15 тыс. птиц (Носков и др., 1981).

Скопления мигрантов образуются у южного и западного побережья Ладожского оз. – губа Петрокрепости, устья рек Бурная, Вуокса и на крупных озерах Карельского перешейка. Например, в устье р. Бурная на воде скапливается до 2 тыс. морянок.

Замечено, что места предотлетных скоплений и трассы пролета морянки могут со временем изменяться. В 1960–1980-х годах вид являлся одним из самых массовых мигрирующих уток в юго-восточном Приладожье, насчитывающий сотни тысяч особей (Носков и др., 1981); в 1990-х годах произошло резкое снижение количества мигрирующих птиц до десятков особей (Носков, Смирнов, 1998); сейчас в районе Свирской губы морянка практически не встречается (Стариков и др., 2009а, б). Тем не менее, морянки остаются массовым мигрантом на Северо-западе России и регулярно отмечается в больших количествах в период миграции на Финском заливе и у северного побережья Ладожского озера (Антипин, 2006; Антипин, Гагинская, 2006; устн. сообщ. Е. В. Михалевой).

Во время осеннего пролета небольшие стаи морянок нередко даже в черте города, лишь отдельные птицы, по всей видимости, раненые, остаются на зиму (Храбрый, 1991). Однако регулярные зимовки морянок, которые известны в Прибалтике (Tauring, 1956; Манк, 1957; Вискне, 1963; Логминас, Пятрайтис, 1967 цит. по Мальчевский Пукинский, 1983), в изучаемом регионе не зарегистрированы.

4.1.2. Тетеревиные птицы – *Tetraonidae*

Глухарь – *Tetrao urogallus* L.

Распространение. Численность. Ареал глухаря на Европейском Севере России охватывает всю таёжную зону. На Кольском полуострове его северная граница доходит до 69°30' с ш. (Семёнов-Тян-Шанский, 1959). В Архангельской обл. она продолжается на восточном берегу Белого моря и от устья р. Золотица следует по границе лесотундры в устье р. Мезень, а в бассейне р. Печоры пересекает Северный полярный круг (Потапов, 1987).

Плотность населения вида на Европейском Севере России в зимний период составляет: Мурманская обл. – 1,2–2,6 (в среднем за 11 лет – 1,9) экз. на 1000 га, Карелия – 2,7–6,5 (в среднем за 31 год – 4,0), Архангельская обл. – 7,5 и 2,5 (1960 и 2005 гг.), Ленинградская обл. – 5,1, 7,7 и 2,1 (1960, 1970 и 2005 гг.), Вологодская обл. – 7,7 и 3,5 (1960 и 2005 гг.), Новгородская обл. – 7,1 и 6,1. (1960 и 2005 гг.), Псковская обл. – 11,3 и 3,2 (1996 и 2005 гг.) экз. на 1000 га (Карпович, 1963; Русаков, 1963; Мальчевский, Пукинский, 1983; Данилов и др., 1978, 1996–2007; Фетисов и др., 1998). На смежной территории Финляндии этот показатель сопоставим с численностью в Карелии и составляет в среднем за 14 лет – 3,6 экз. на 1000 га (Helle et al., 2003). В тоже время, на отдельных территориях, с наиболее благоприятными условиями существования, плотность населения глухаря (средние многолетние показатели) может быть значительно выше, например, в Костомукшском заповеднике – 8,1, в Водлозерском национальном парке – 20 экз. на 1000 га (Борщевский, 1993; Кашеваров, 1998).

Более детальный анализ распределения глухаря на части изучаемого региона – в Карело-Мурманском крае за последнее десятилетие свидетельствует о более высокой численности вида в северной тайге по сравнению со среднетаежной подзоной (рис. 5).

Карта-схема размещения вида в регионе, составленная В. Г. Борщевским (2007), демонстрирует довольно пёструю картину и какой-либо ландшафтно-географической изменчивости распределения глухаря проследить не удастся. Одновременно этим исследователем выявлены достоверные отрицательные связи численности глухаря с плотностью населения людей и типом угодий – «поле». Аналогичные результаты получены и нами при сравнении Восточной Финляндии и Республики Карелия, территории которых значительно отличаются по ряду показателей (Kurhinen et al., 2008). Установлено, что критическими пределами негативных изменений местообитаний глухаря являются низкая доля старовозрастных лесов и болот – менее 10 и 12–15 % в составе угодий, соответственно, и высокая представленность «нарушенных» человеком местообитаний (более 50 % от общей площади).

Анализ данных на уровне лесорастительных районов также показал, что даже в северотаёжных лесах Карелии, где преобладают сосновые леса, с высокой степенью достоверности проявляется связь распределения глухаря с лесистостью территории и распределением спелых и перестойных хвойных лесов (коэффициент корреляции Спирмена – 0,32–0,58).

Биотопическое распределение. Размещение птиц по биотопам изучалось преимущественно в подзоне средней тайги. Зимой глухари предпочитают сосновые леса, особенно ягодные и лишайниковые сосняки и сфагновые болота, поросшие редкой сосной. Именно в таких угодьях встречено 76 % всех глухарей. В ельниках глухарь бывает редко, только в районах, где они преобладают, птицы встречаются в них чаще. Лиственные леса и, особенно, мелколесье глухари зимой избегают, хотя вылетают кормиться на отдельные сосны, растущие в таких местах, часто оставаясь под ними и на ночёвку.

Весной глухари чаще встречаются в сосновых борах и сфагновых сосняках. 20 (50 %) из 40 глухариних токов располагались в ягодных сосняках, перемежающихся участками болот и заболоченных территорий на слегка всхолмленном рельефе, 12 (30,0 %) – в сфагновом сосняке на болоте, 5 (12,5 %) – в лишайниковых борах и 3 (7,5 %) – в смешанных хвойно-лиственных лесах (Анненков, 1995). В это время самки также тяготеют к соснякам-ягодникам, в которых устраивают свои гнёзда.

После окончания токового периода глухари перемещаются в закрытые, «глухие» участки леса. Ближе к осени самки с выводками перемещаются в более кормные места – сосняки-ягодники и окраины болот, в итоге распределение птиц по угодьям становится более равномерным.

Динамика численности. Изменение численности глухаря обсуждалось многими исследователями. Самый длинный ряд наблюдений приводит для Мурманской области О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1959). Дополняя свои данные материалами Л. Сиивонена (Siivonen, 1948, 1952, 1957) по Финляндии, он показал, что пики численности вида приходились на этих территориях в одно и то же время и регистрировались в 1910, 1914, 1917–1918, 1920, 1923, 1926, 1930, 1933–1934, 1937, 1942, 1944–1945, 1949–1950, 1953 годах. Более поздние материалы (1964–2002 гг.), основанные на учётах птиц в августе на трансектах (HELLE et al., 2003), показывают сходную динамику численности вида.

Самый длинный ряд наблюдений (данные ЗМУ и учёты на пробных площадях) имеется для Карелии (рис. 6). Прослеживается несколько периодов различного уровня численности глухаря при среднем многолетнем показателе 4,0 экз. на 1000 га (Ивантер, 1974; Анненков, 1986; Яковлева, 2003; Данилов и др., 1978, 1996–2007). Колебания численности вида по годам на севере республики достигают 3–4-х кратного размера, тогда как на юге они не превышают 2-х крат (Danilov et. al., 2005). Анализ изменений численности вида, прослеженный за последнее десятилетие на Европейском Севере России по материалам ГУ Центохотконтроль, позволяет констатировать, что в эти годы в большинстве областей, за исключением Вологодской и Республики Карелия, наблюдались довольно значительные изменения численности вида в смежные годы, (в 1,5–2 раза) в целом же резких и необъяснимых флуктуаций не происходило (Межнев, 2004; Межнев, Сиголаева, 2007).

Основные причины сокращения численности глухаря – интенсивные рубки леса, в том числе в местах расположения токов, погодные условия в период насиживания самками кладки и в начале выводкового периода (майские заморозки, продолжительные дожди в мае – июне), а также усиление фактора беспокойства. Губительные последствия последнего фактора особенно заметны в окрестностях многочисленных дачных посёлков, население которых активно посещает окрестные леса во все сезоны года.

Глухарь был и остается традиционно-популярным видом дичи в регионе. В дореволюционной России добыча всех тетеревиных птиц составляла 10–12 млн. штук. Из них на Европейский Север приходилось 33–35 %, а на глухаря – 5 % от общего объёма дичи. В 1920–1930 гг. заготовки тетеревиных упали до 1,3–4,8 млн.; в 1940–1950 гг. – до 0,5–1,1 млн., в 1960–1970 гг. – до 0,35–0,85 млн. штук. Доля Европейского Севера сократилась до 9,9 %, а глухаря упала – до 0,2 % (Колосов и др., 1975). В 1971–1975 гг. на Европейском Севере России, по сравнению с 1960–1970 гг., добыча глухаря сократилась на порядок и её минимум – 38 тыс. экз. пришелся на 1972 г. (Русаков, 1976). Общая добыча вида в регионе в осенне-зимний сезон в 1999–2005 гг. не превышала 18,7 тыс. экз. и 3,6 тыс. экз. в сезон весенней охоты на токах (Межнев, 2004; Межнев, Сиголаева, 2007). Для сравнения укажем, что в соседней Финляндии в 1999–2004 гг. в среднем добывали 35,4 тыс. глухарей (Annual game bag, 2004).

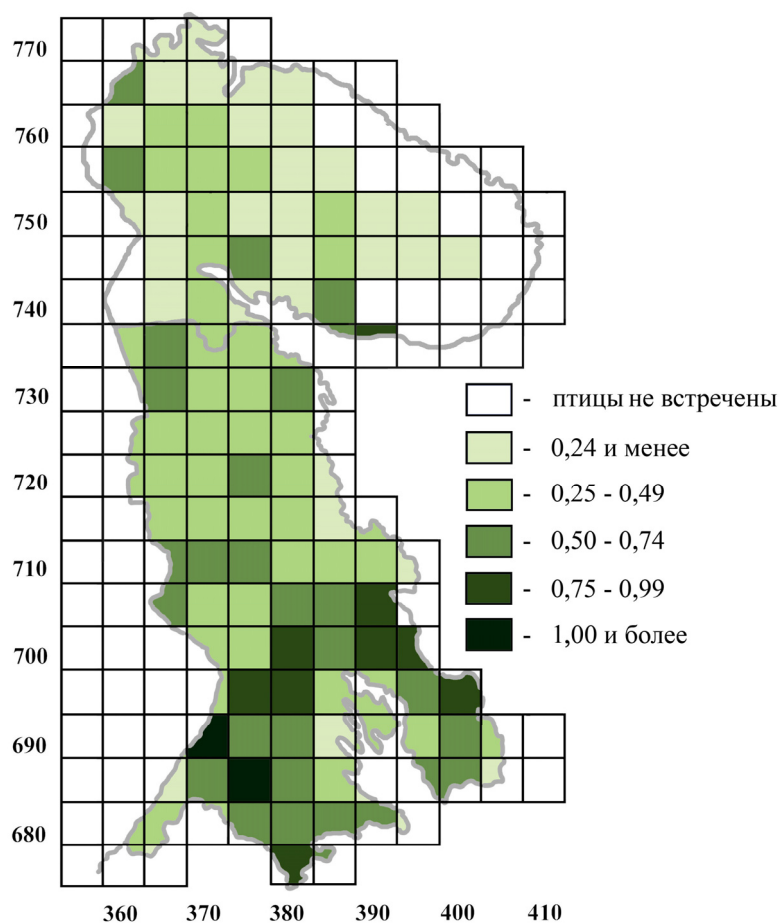


Рис. 5. Распределение и численность глухаря в Карело-Мурманском крае в 1998–2007 гг., птиц на 10 км маршрута (квадрат 50×50 км)

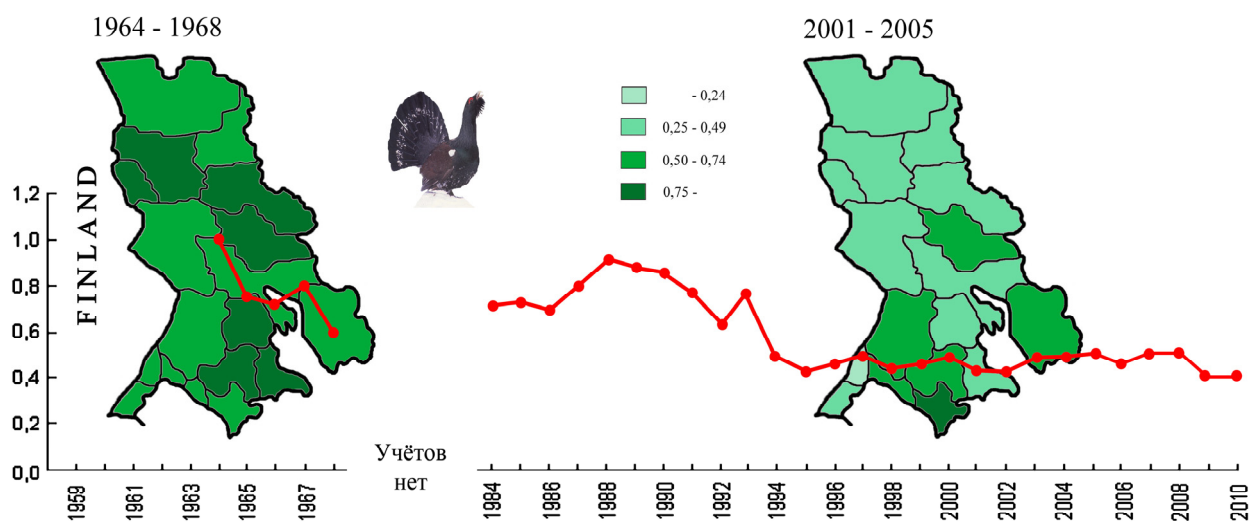


Рис. 6. Изменение численности глухаря в Карелии (1964–2010 гг.) (график) и средняя численность в 1964–1968 и 2001–2005 гг. (карты), птиц на 10 км маршрута. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – встреч птиц на 10 км маршрута

Тетерев – *Lyrurus tetrix* L.

Распространение. Численность. Ареал тетерева на Европейском Севере России охватывает всю таёжную зону. На Кольском полуострове северная граница распространения доходит до 69°55' с.ш. (Семёнов-Тян-Шанский, 1959). В Архангельской обл., к востоку от Белого моря граница идёт через низовья р. Несь, устье р. Мезень, долину р. Сулы и её устье (Потапов, 1987).

Плотность населения вида на изучаемой территории весьма изменчива, но возрастает с севера на юг. В зимний период она составляет: Мурманская обл. – 0,9–4,5 (в среднем за 11 лет – 2,3) экз. на 1000 га, Карелия – 8,4–28,4 (в среднем за 31 год – 13,4), Архангельская обл. – 26,7 и 4,6 (1960 и 2005 гг.), Ленинградская обл. гг.) – 30,5, 25,5 и 2,8 (1960, 1970 и 2005), Вологодская обл. – 35,1 и 4,2 (1960 и 2005 гг.), Новгородская обл. – 34,1 и 17,8 (1960 и 2005 гг.), Псковская обл. – 15,4 и 16,3 (1996 и 2005 гг.) экз. на 1000 га (Карпович, 1963; Русаков, 1963; Мальчевский, Пукинский, 1983; Данилов и др., 1978, 1996–2007; Фетисов и др., 1998; Борщевский, 2007). На смежной территории Финляндии этот показатель сопоставим с численностью в Карелии – в среднем за 14 лет – 13,9 экз. на 1000 га (Helle et al., 2003).

Наблюдения последних лет в Карело-Мурманском крае свидетельствует о более высокой численности вида в средней тайге, чем в северной ее подзоне (рис. 7).

Анализ размещения вида в регионе по административным районам (Борщевский, 2007) показал сравнительно высокую численность тетерева в большинстве восточных районов Карелии и смежных с ними районах Архангельской и Вологодской областей, а также на юго-востоке Архангельской области.

Анализ территориального распределения тетерева в Карелии и Восточной Финляндии с учётом структуры ландшафтов не позволил выявить сколько-нибудь значимых связей между показателем обилия тетерева и ландшафтными особенностями (Kurhinen et al., 2008, 2009). Рассчитана лишь одна статистически значимая модель распределения тетерева с двумя переменными – доля молодняков (%) и «озёрность» территории (%). Для Карелии выявлены 3 статистически значимых корреляции – с долей вырубок и молодняков (обе позитивные) и с представленностью старовозрастных лесов (негативная).

Биотопическое распределение. Излюбленные места обитания тетерева – это зарастающие вырубки и гари, болота, заброшенные сельскохозяйственные угодья, лесные пожни, разреженные ягодные сосняки, лиственные и смешанные леса. На эти угодья приходится 91 % встреч птиц. Намного реже тетерев встречается в лишайниковых сосняках и очень редко в ельниках. В этих насаждениях он предпочитает опушки, окраины болот, где лес чередуется с открытыми пространствами.

Характер биотопического размещения меняется по сезонам. Зимой стаи тетеревов держатся в основном в березовых перелесках по границам леса с полями, пожнями и болотами.

Ранней весной тетерева начинают концентрироваться вблизи токов, по окраинам смешанных лесов, на вырубках, по краям полей и болот. Здесь они и гнездятся.

Тетеревиные выводки встречаются в основном в открытых и полукрытых стациях: на вырубках, зарастающих сенокосах, окраинах болот. Линяющие самцы и не размножающиеся самки находятся в это время в более «крепких» местах – густых ельниках, смешанных загущенных участках леса, а также на лесистых островах крупных озёр.

Осенью тетеревов можно встретить повсюду, где есть ягодники, а также на окраинах полей, болот, вырубках и гаях. Их распределение по угодьям становится более равномерным.

Динамика численности. Изменения численности тетерева на Севере Европейской части России в первой половине 20-го столетия проанализированы О. И. Семёновым-Тян-Шанским (1959). Более поздние наблюдения показали, что строгой периодичности в изменении численности вида не наблюдается. В Карелии, например, отмечены 3–4-кратные колебания по годам и несколько периодов с разным уровнем численности тетерева при среднем многолетнем показателе 13,4 экз. на 1000 га (рис. 8): 1964–1968 гг. – годы высокой численности (21,9); для 1969–1983 годов характерны резкие колебания численности в отдельных районах (Анненков, 1986; Захарова, 2003; Данилов и др., 1978; Helle et al., 2003). В 1984–1986 годы численность была ниже средней многолетней (11,7); 1987–1991 гг. – средней (14,5) с последующим снижением и минимумом в 1994–1995 гг. (9,0); 1996–2003 гг. – численность ниже средней многолетней (12,0); 2004–2009 гг. – численность ближе к среднему многолетнему показателю (13,7 экз. на 1000 га).

Динамика численности тетерева за последнее десятилетие на Европейском Севере России демонстрирует довольно большой размах колебаний (1,5–2 раза) в смежные годы.

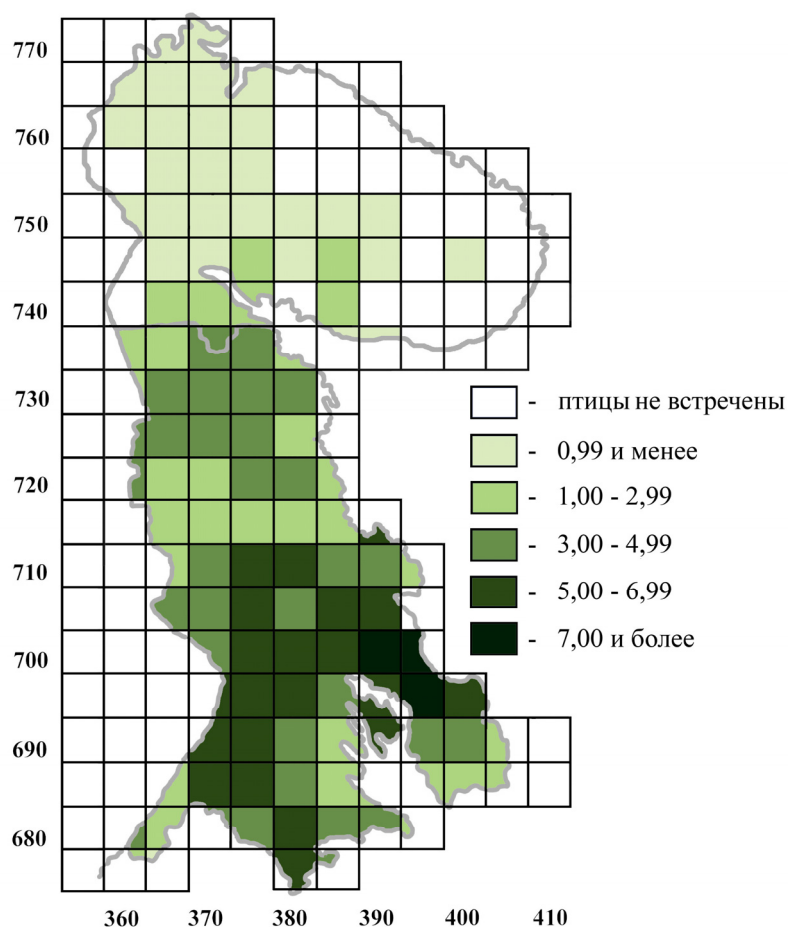


Рис. 7. Распределение и численность тетерева в Карело-Мурманском крае в 1998–2007 гг., птиц на 10 км маршрута (квадрат 50×50 км)

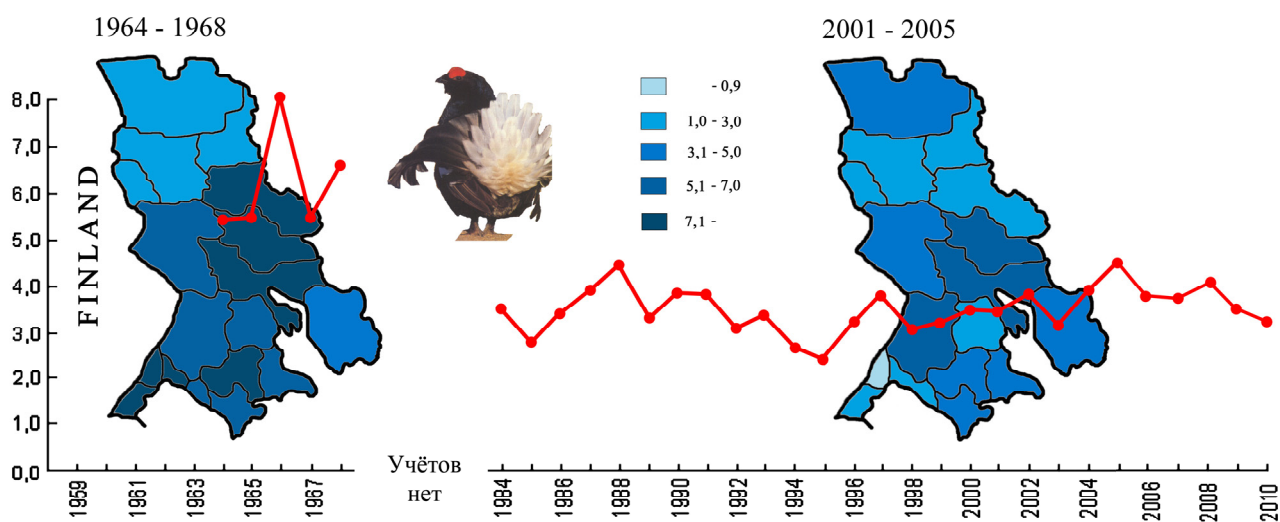


Рис. 8. Изменение численности тетерева в Карелии (1964-2010 гг.) (график) и средняя численность в 1964-1968 и 2001-2005 гг. (карты), птиц на 10 км маршрута. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – встреч птиц на 10 км маршрута

Основные причины снижения численности вида – сокращение площадей выводковых стаций, а также холодные вёсны и дождливое начало лета, которые негативно сказываются на выживаемости птенцов (Русаков, 1976; Анненков, Данилов, 1980).

Тетерев всегда был традиционным объектом охоты в регионе. Однако, на протяжении 20-го столетия его добыча и заготовки неуклонно падали. В 1972 г. в регионе добыли всего 142 тыс. тетеревов (Русаков, 1976). Общая добыча вида в последнее десятилетие не превышала 38,4 тыс. экз. в осенне-зимний сезон и 4,2 тыс. экз. в сезон весенней охоты на токах (Межнев, 2004; Межнев, Сиголаева, 2007). В соседней Финляндии в 1999–2004 гг. в среднем за год добывали 139,7 тыс. тетеревов (Annual game bag, 2004).

Белая куропатка – *Lagopus lagopus* L.

Распространение. Численность. Ареал белой куропатки охватывает весь Европейский Север России. Северная его граница совпадает с побережьем Северного Ледовитого океана, а южная проходит от восточного берега Балтийского моря (57° с.ш.) через Смоленскую, Московскую, Ивановскую и Владимирскую области (Потапов, 1987). Но даже в Псковской, Новгородской и Ленинградской областях белая куропатка распространена крайне неравномерно, и на южном пределе ее ареал стал фрагментированным (Борщевский, 2007).

Плотность населения вида на Европейском Севере России изменчива. Отчетливо прослеживается сокращение численности с севера на юг. В зимний период она составляет: Мурманская обл. – 9,8–37,1 (в среднем за 11 лет – 23,1) экз. на 1000 га, Карелия – 4,4–21,2 (в среднем за 30 лет – 11,2), Архангельская обл. – 13,4 и 9,0 (1960 и 2005 гг.), Ленинградская обл. – 10,7 и 3,3 (1960 и 2005 гг.), Вологодская обл. – 13,0 и 7,3 (1960 и 2005 гг.), Новгородская обл. – 7,3 и 4,0 (1960 и 2005 гг.), Псковская обл. – 0,2 экз. на 1000 га (2005 г.) (Карпович, 1963; Русаков, 1963; Данилов и др., 1978, 1996–2007). На смежной территории Финляндии этот показатель сопоставим с численностью вида в Мурманской обл. – в среднем за 14 лет – 19,0 экз. на 1000 га (Helle et al., 2003).

Распределение белой куропатки в Карело-Мурманском крае за последние десятилетие свидетельствует о той же направленности – более высокой численности вида в северной тайге, чем в средне-таежной подзоне (рис. 9).

Обзор размещения вида по административным единицам показал высокую численность белой куропатки в большинстве районов Мурманской и Архангельской областей, в северной и центральной Карелии и в северо-западных районах Вологодской обл. (Борщевский, 2007).

Анализ распределения белой куропатки в Карелии и Восточной Финляндии показал, что существуют статистически достоверные корреляции ($r = 0,8–0,9$) между обилием вида и показателями, характеризующими структуру лесных ландшафтов. С наиболее высокой численностью она населяет территории со значительной долей заболоченных сосновых лесов, а с очень низкой – сильно трансформированные человеком ландшафты (Курхинен, 2001).

Биотопическое распределение. Самые характерные места ее обитания – это сфагновые болота, поросшие низкорослой сосной, карликовой березой, ивняком, багульником. Именно эти биотопы она предпочитает весной и в начале лета. По мере созревания лесных ягод птицы активно используют вырубки и сосняки-черничники. Зимой они перемещаются на окраины болот и вырубки, берега озер, в долины рек, заросших кустарниками ивы и березой.

Динамика численности. Обнаруживается сходство изменений численности белой куропатки в первой половине 20-го столетия в Лапландском заповеднике), в Финляндии и Норвегии (Семенов-Тянь-Шанский, 1959; Siivonen, 1948, 1952, 1957; Höglund, 1952), пики численности случались в 1911, 1914, 1917–1918, 1920–1921, 1923, 1926, 1930, 1933–1934, 1937, 1942, 1945, 1948 (1950), 1953 годах.

Во второй половине минувшего столетия строгой периодичности в изменении численности вида в Мурманской обл. и Карелии не наблюдалось. В Карелии отмечено несколько периодов с различным уровнем численности белой куропатки при среднем многолетнем показателе 11,2 экз. на 1000 га (рис. 10): 1964–1968 гг. – годы высокой численности (17,6); 1969–1983 гг. – нет данных, но, судя по материалам из Лапландского заповедника и Финляндии (Семенов-Тянь-Шанский, 1975; Helle et al., 2003), эти годы отличались более низкой численностью вида; 1984–1986 гг. – годы средней численности (11,5); 1987–1989 гг. – годы высокой (15,5); 1990–1993 гг. – годы средней (12,3); 1994–2009 гг. – годы низкой численности белой куропатки (8,4 экз. на 1000 га).

Размах колебаний численности по годам в Карелии достигает 4–5-кратной величины: от 3,3 до 15,4 экз. на 1000 га на юге, 8,6–26,9 – в центре и 7,5–32,7 экз. на 1000 га – на севере (Danilov et al., 2005).

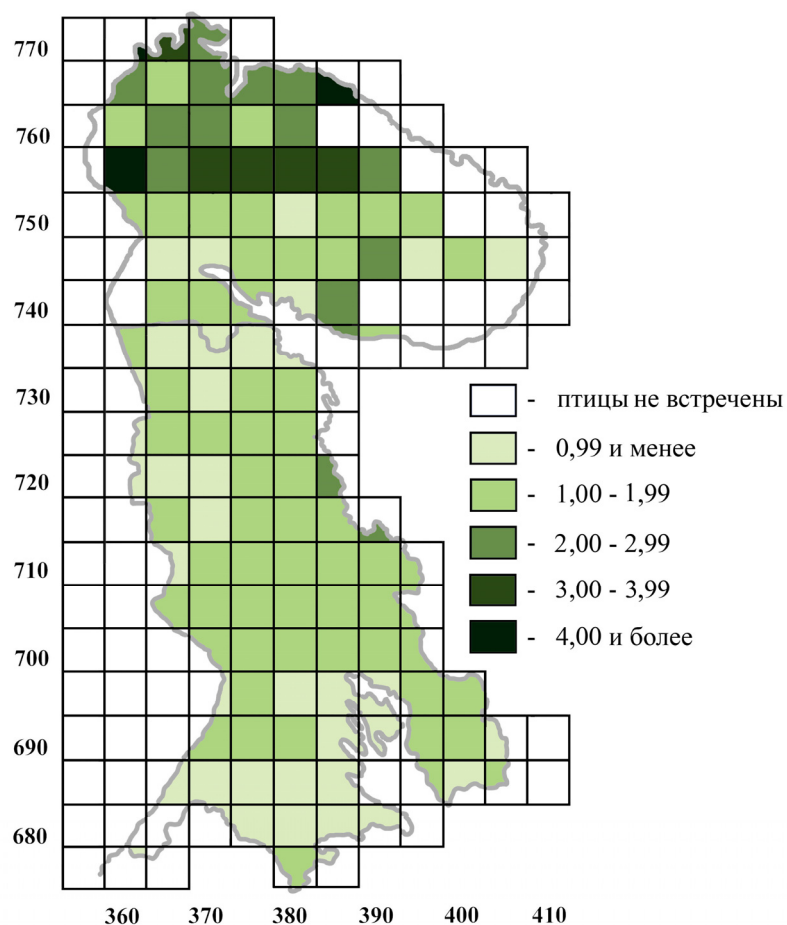


Рис. 9. Распределение и численность белой куропатки в Карело-Мурманском крае в 1998 –2007 гг., птиц на 10 км маршрута (квадрат 50×50 км)

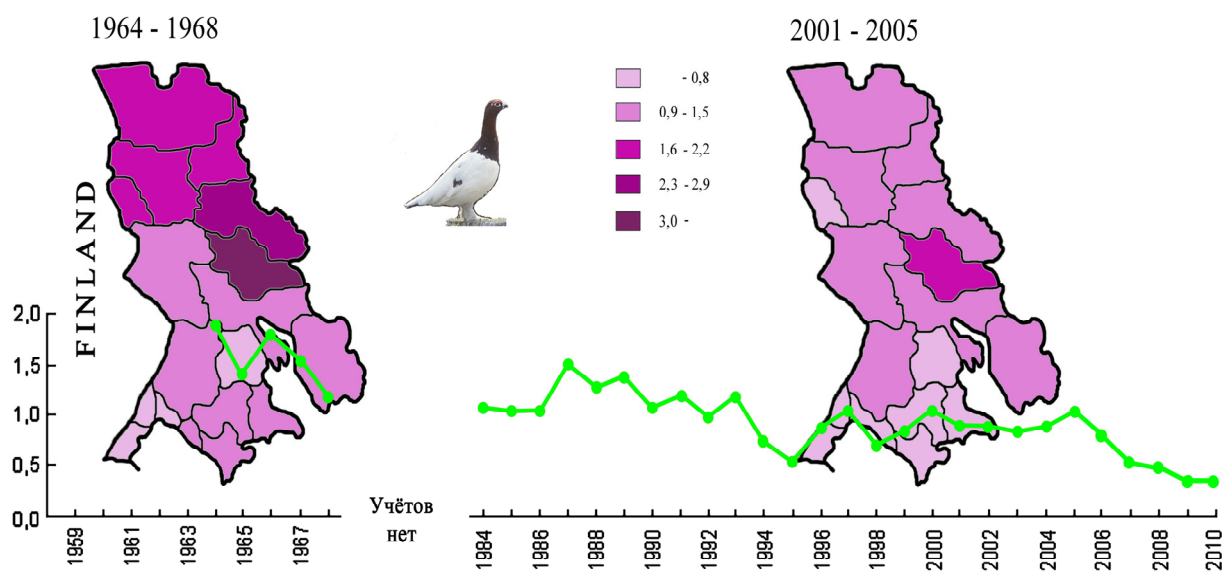


Рис. 10. Изменение численности белой куропатки в Карелии (1964–2010 гг.) (график) и средняя численность в 1964–1968 и 2001–2005 гг. (карты), птиц на 10 км маршрута. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – встреч птиц на 10 км маршрута

Основные факторы, влияющие на численность вида в регионе, – особенности экологической структуры популяции перед размножением, погодные условия в период выведения потомства и миграций, влияние хищников, лесосоушительной мелиорации, фактора беспокойства (Воронин, 1978; Бурский, Челенцев, 1987; Потапов, 2002; Myrberget, 1974).

Белая куропатка – традиционный объект охоты в регионе, а в прошлом и промысла в его тундровой части. В Карелии в начале 19-го века добывали 170 тыс. птиц, в начале и в конце 20-го века – на порядок меньше (Силантьев, 1898; Благовещенский, 1912; Анненков, 1995). В Архангельской обл. (вместе с Ненецким АО) в довоенное время добывалось 0,2–1,0 млн., в 1990-е годы – 0,2–0,3 млн. особей (Плешак, Корепанов, 1997). В 1972 г. на Европейском Севере России добыто всего 31 тыс. куропаток. В Псковской, Новгородской и Ленинградской областях, в связи с заметным сокращением численности и ареала вида, охота на нее запрещена еще в начале 1970-х годов (Русаков, 1976). В настоящее время белая куропатка занесена в региональные Красные книги этих областей. В соседней Финляндии она остается популярным объектом охоты – в 1999–2004 гг. в среднем добывали 85,3 тыс. птиц (Annual game bag, 2004).

Рябчик – *Tetrastes bonasia* L.

Распространение. Численность. Ареал рябчика на Европейском Севере России охватывает всю таежную зону. На Кольском полуострове северная граница распространения вида доходит до 68°45' с.ш. (долина р. Тулома). К востоку от Белого моря рябчик проникает за Полярный круг по долине р. Шапкина в бассейне р. Печоры (Семенов-Тянь-Шанский, 1959; Потапов, 1987).

Плотность населения вида на Европейском Севере России возрастает с севера на юг и в зимний сезон составляет: Мурманская обл. – 1,1–5,8 (в среднем за 11 лет – 3,0) экз. на 1000 га, Карелия – 9,9–25,3 (в среднем за 31 год – 15,9), Архангельская область – 50,7 и 14,6 (1960 и 2005 гг.), Ленинградская обл. – 19,8–30,3, 59,2 и 8,2, (1960, 1970 и 2005 гг.) Вологодская обл. – 48,4 и 14,3 (1960 и 2005 гг.), Новгородская обл. – 39,7 и 24,9. (1960 и 2005 гг.), Псковская обл. – 16,0 и 14,2 экз. на 1000 га (1996 и 2005 гг.) (Карпович, 1963; Русаков, 1963; Борщевский, 2007; Данилов и др., 1978, 1996–2007; Мальчевский, Пуккинский, 1983; Фетисов и др., 1998). На смежной территории Финляндии этот показатель сопоставим с численностью в Карелии – в среднем за 14 лет – 9,2 экз. на 1000 га (Helle et al., 2003).

Распределение рябчика в Карело-Мурманском крае за последние десятилетия демонстрирует географические изменения – по мере продвижения к югу численность возрастает (рис. 11).

Материалы по территориальному распределению рябчика в Карелии и Восточной Финляндии свидетельствуют, что достоверная корреляционная связь численности вида отмечается с долей молодняков и средневозрастных лесов (анализ только возрастной структуры лесов) и с представленностью еловых и смешанных елово-лиственных лесов. Негативная связь отмечена с преобладанием старовозрастных лесов и открытых болот (Kurhinen et al., 2009).

Биотопическое распределение. В подзоне средней тайги рябчик более эвритопен, чем другие виды Тетеревиных. Он не только не избегает темнохвойной тайги, но и охотно в ней селится (Ивантер, 1962, 1973; Анненков, 1995). Ягодные сосняки и сосново-еловые насаждения используются им значительно реже, а в сухих сосновых борах и на моховых болотах он очень редок.

Характер биотопического размещения вида меняется по сезонам. Зимой рябчик отдает явное предпочтение ельникам с примесью лиственных пород. Весной такая приуроченность сохраняется, особенно возрастает роль приручейных ельников, как гнездовых стаций. Летом, как и осенью, распределение птиц более равномерное и определяется созреванием ягод. Осенью роль спелых лиственных лесов с примесью ели, сосняков и ельников-зеленомошных заметно возрастает, в них птицы держатся до наступления морозов.

Динамика численности. Анализируя материалы Н. А. Силантьева (1898) за 1829–1891 гг., П. Б. Юргенсон (1961) пришел к выводу, что в Финляндии, Карелии, соседних областях России наблюдаются 8-летние периоды колебаний численности рябчика. Данные О. И. Семенова-Тянь-Шанского (1959) за первую половину 20-го столетия не подтверждают такую закономерность. Учеты рябчика в заповеднике Кивач (Ивантер, 1973; Яковлева, 2003, 2007) показали определенную цикличность численности вида, периодичность которой менялась от 3–4 до 5–6, иногда 10 лет. Аналогичная картина наблюдается в южной и центральной Финляндии (Helle et al., 2003).

Данные зимних маршрутных учетов в Карелии не выявили периодичности изменений численности рябчика (рис. 12). Следует сказать, что в середине 1960-х годов наблюдалась самая высокая

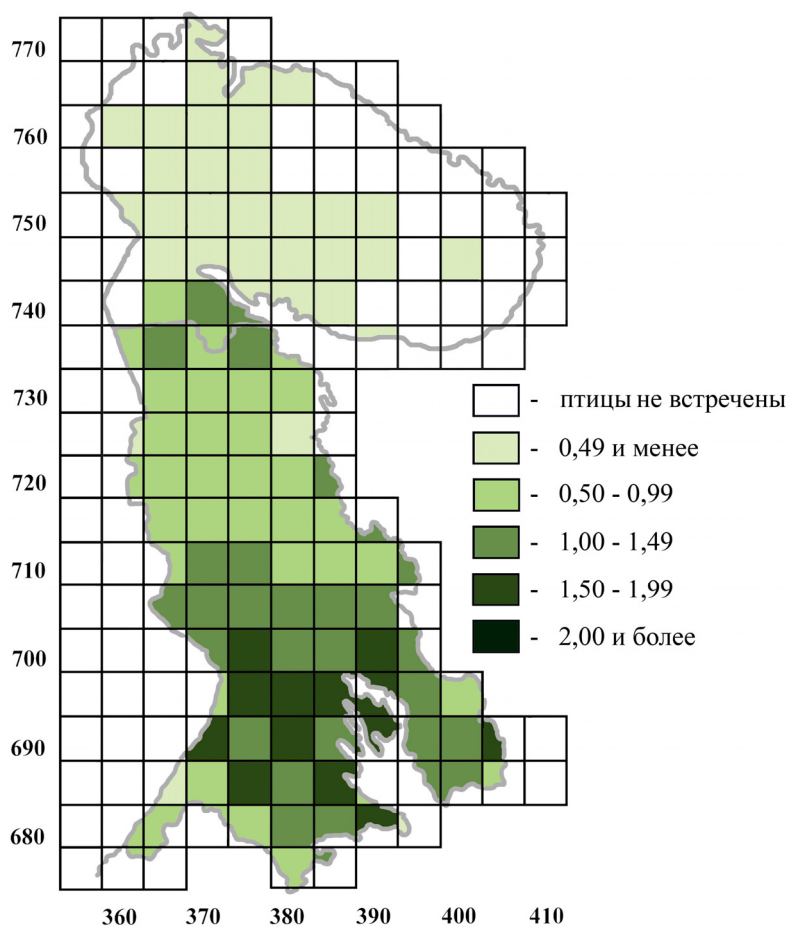


Рис. 11. Распределение и численность рябчика в Карело-Мурманском крае в 1998 –2007 гг., птиц на 10 км маршрута (квадрат 50×50 км)

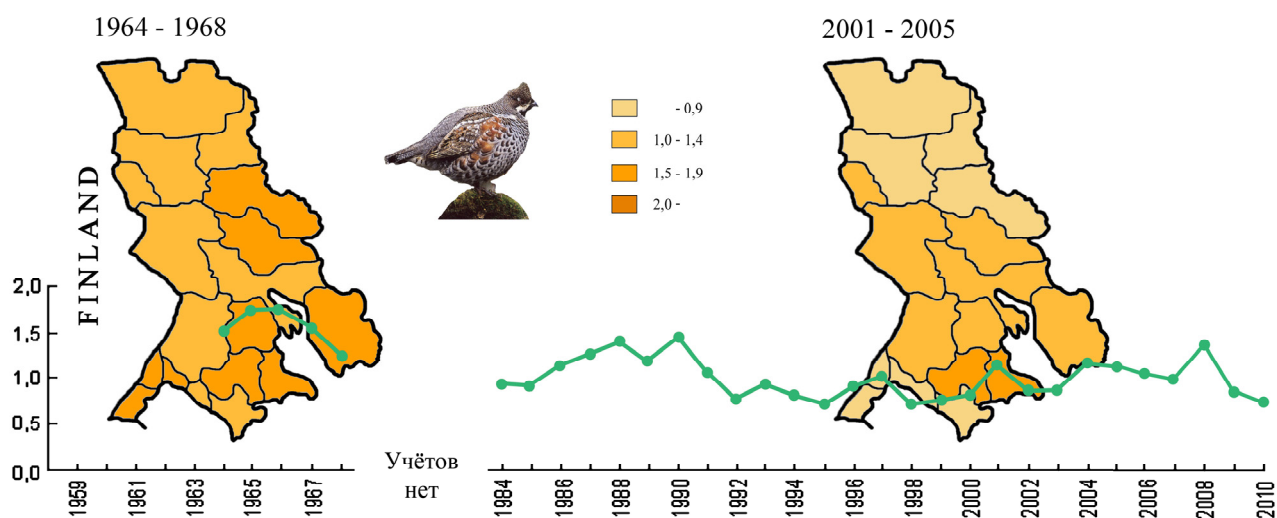


Рис. 12. Изменение численности рябчика в Карелии (1964-2010 гг.) (график) и средняя численность в 1964-1968 и 2001-2005 гг. (карты), птиц на 10 км маршрута. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – встреч птиц на 10 км маршрута

численность вида (22,3 экз. на 1000 га), во второй половине 1980-х этот показатель также был довольно высок (19,0), в последующем лишь в отдельные годы численность незначительно превышала средний многолетний показатель (15,9) и за последние 19 лет составила 13,9 экз. на 1000 га. Размах колебаний численности вида по годам на севере республики достигает 7-ми, а на юге – 3-х кратного размера (Danilov et al., 2005).

Изменение численности рябчика за последнее десятилетие на всем Европейском Севере России выражается довольно плавной кривой без резких флуктуаций. В тоже время, в Архангельской, Ленинградской и особенно в Мурманской области численность вида в смежные годы изменялась в 2–3-х кратном размере.

Основные причины снижения численности вида на Европейском Севере России – холодная весна и дождливое начало лета, что ведет к гибели кладок, растянутости периода размножения и массовому отходу молодняка (Северцов 1932, 1941; Формозов, 1935; Донауров, 1947; Семенов-Тянь-Шанский, 1959; Юргенсон, 1961, 1968; Анненков, 1995 и др.). В зимний период наблюдается гибель птиц при частой смене морозов и оттепелей и образовании прочного наста, препятствующего выходу рябчиков из лунок (Ивантер, 1962; Кириков, 1975).

Рябчик всегда был традиционным объектом охоты в регионе, но его добыча на протяжении 20-го столетия неуклонно падала. В 19 веке только в Карелии добывали 80–200 тыс. птиц в год (Силантьев, 1898; Битрих, 1926). В конце прошлого века – уже не более 30–40 тыс. (Анненков, 1995). В 1960-х гг. в Ленинградской обл. стреляли 25 тыс. рябчиков в год, в Архангельской обл. в 1970–1990-х гг. – около 250 тыс., в целом по региону в год самой низкой добычи (1972 г.) – 267 тыс. рябчиков (Русаков, 1976; Мальчевский, Пукинский, 1983; Плешак, Корепанов, 1997). Общая добыча вида в регионе в последнее десятилетие не превышала 127 тыс. птиц, самые высокие показатели добычи характерны для Архангельской и Вологодской областей (Межнев, 2004; Межнев, Сиголаева, 2007). В соседней Финляндии в 1999–2004 гг. в среднем за год добывали 87,4 тыс. рябчиков (Annual game bag, 2004).

Серая куропатка – *Perdix perdix* L.

Распространение. Численность. Ареал серой куропатки охватывает и некоторые области Европейского Севера России, но Карелию и даже Ленинградскую обл. А. С. Мальчевский и Ю. Б. Пукинский (1983) не относят к зоне постоянного обитания вида.

Северная граница ареала в годы самого широкого распространения вида (конец 19-го – начало 20-го века) проходила в Карелии по широте г. Кемь (Анненков, 1993), а в Архангельской области, в середине прошлого века самым северным местом встреч были окрестности г. Архангельска (Потапов, 1987; Плешак, Корепанов, 1997).

В минувшем столетии распространение и численность серой куропатки в регионе претерпела весьма серьезные изменения. Так, на юге Карелии она была обычной птицей до 1940–1950-х годов, но полностью исчезла в 1960–1970-е годы (Анненков, 1993).

В Ленинградской обл., по описанию А. С. Мальчевского и Ю. Б. Пукинского (1983), наблюдалось расширение и сокращение ареала вплоть до полного исчезновения вида в области, что случилось после суровой зимы 1901–1902 гг. Однако в 1930-е годы она была довольно многочисленна в разных районах, в том числе в пригородах Ленинграда. После экстремально холодных зим 1939–1941 гг. куропатка повсеместно исчезла и стала появляться лишь в начале 1950-х годов, а в середине десятилетия встречалась в большинстве западных и южных районов области. Суровая зима 1955–1956 гг. вновь привела к исчезновению серой куропатки в Ленинградской обл., где ее не было до начала 1960-х годов, когда она появилась, но в значительно меньшем количестве и встречалась преимущественно на границе с Псковской областью. С 1970-х годов подъёмов численности серой куропатки в Ленинградской обл. уже не наблюдалось.

Южнее, в Псковской области, в конце прошлого века серая куропатка встречалась повсеместно и её зимняя численность в среднем составляла 35 экз. на 1000 га (Фетисов и др., 1998). По учётам 2005 г. (личное сообщение В. Г. Борщевского) серая куропатка встречена в большинстве районов области (от 2,5 до 30,8, в среднем 6,5 экз. на 1000 га).

В Финляндии, в начале прошлого века она проникала до Полярного круга, максимальная численность наблюдалась в середине 1930-х годов, а затем снижалась до 1980-х. Современная область

распространения ограничена юго-западными губерниями. Осенняя численность вида не превышает 20 тыс. экз. (Tianen, Pakkala, 1996).

Биотопическое распределение. Распределение серой куропатки тесно связано с сельскохозяйственными угодьями, особенно с полями зерновых культур. В Псковской обл. она охотно селится на полях с небольшими куртинами кустарников и мелколесья, по низинам и оврагам, реже встречается на обширных вырубках с начавшимся лесовозобновлением и на осушенных болотах (Фетисов и др., 1998).

Сведения о добыче серой куропатки отсутствуют, в ряде областей она охраняется и внесена в региональные Красные книги.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. А. Систематический каталог птиц г. Архангельска и пригородной зоны. Архангельск. 2007. 35 с.
- Андреев В. А. Экологические особенности миграции Гусеобразных в устьевой области Северной Двины // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 2005. 17 с.
- Анненков В. Г. 1988. Численность и охрана тетеревиных птиц // Природные ресурсы Карелии, их использование и охрана. Петрозаводск. С. 97–104.
- Анненков В. Г. 1989. Изменение численности тетеревиных птиц Карелии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 48–53.
- Анненков В. Г. 1993. Отряд Куриные // Орнитофауна Карелии. Петрозаводск. С. 46–50.
- Анненков В. Г. 1995. Тетеревиные птицы Карелии (биология, динамика популяций, перспективы использования). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 26 с.
- Анненков В. Г., Данилов П. И. 1980. Влияние антропогенных изменений выводковых стадий на численность тетерева в Карелии // Хозяйственная деятельность и охотничья фауна. Т. 1. Киров. С. 44–45.
- Антипин М. А. Результаты кратковременных наблюдений за миграциями птиц на севере Ладожского озера весной 2003 г. // Миграционные пути и стоянки птиц в Восточной Финляндии. Тез. Междун. симпозиума (14–16 марта 2006 г., СПб, Россия). СПб. 2006. С. 6–7.
- Антипин М. А., Гагинская А. Р. Наблюдение за миграциями птиц на острове Гогланд // Миграционные пути и стоянки птиц в Восточной Финляндии. Тез. Междун. симпозиума (14–16 марта 2006 г., СПб, Россия). СПб. 2006. С. 7–8.
- Артемьев А. В. 2001. О гнездовании перепела *Coturnix coturnix* в Карелии // Рус. орнитол. журн. 2001. Т. 10. № 139. С. 279–280.
- Бианки В. В. Летнее размещение водоплавающих птиц на Белом море // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Орнитология. Вып. 9. М. 1968. С. 73–76.
- Бианки В. В., Коханов В. Д., Скокова Н. Н. Осенний пролет водоплавающих птиц на Белом море // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 9. Мурманское кн. изд-во, 1975. С. 3–76.
- Бианки В. В., Коханов В. Д., Корякин А. С. и др. Птицы Кольско-Беломорского региона // Русский орнитологич. журн.. 1993. Т. 2. № 4. С. 491–588.
- Битрих А. А. 1926. Охота и пушной промысел севера Европейской части СССР. Л., 84 с.
- Благовещенский С. И. 1912. Охотничий промысел в Олонецкой губернии // Памятная книжка Олонецкой губернии на 1912 год. Петрозаводск. С. 51–84.
- Благосклонов К. Н. Птицы Кандалакшского заповедника и окрестностей Беломорской биологической станции Московского университета // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 2. Мурманск. 1960. С. 5–104.
- Борщевский В. Г. 1993. Популяционная биология глухаря: Принципы структурной организации. М.: Изд. ЦНИЛ охотн. хоз-ва и заповедников, 268 с.
- Борщевский В. Г. 2007. Крупномасштабный анализ размещения тетеревиных птиц на Северо-Западе России // Материалы IV Межд. симп. «Динамика численности охотничьих животных Северной Европы» (Петрозаводск, 18–22 сентября 2006 г.). Петрозаводск. С. 37–47.
- Брагин А. Б. Водоплавающие птицы Лапландии, биологические основы и пути повышения эффективности их размножения // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 1974. 21 с.
- Брагин А. Б. Опыт применения гоголиных дуплянок // Охота и охотн. хоз-во. 1972. № 10. С. 22–23.
- Высоцкий В. Г. Случай гнездования лебедя-кликун *Cygnus cygnus* на южном берегу Ладожского озера // Рус. орнитол. журн. 1998. Т. 7. №33. С. 10–11.
- Гагинская А. Р., Носков Г. А., Резвый С. П. О находке гнезда белошекой казарки на Финском заливе // Казарка. М. 1997. С. 111–112.

- Данилов П. И., Белкин В. В., Блюдник Л. В., Каньшиев В. Я., Марковский В. А. 1997. Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 1997 году. Изд. КНЦ РАН. Петрозаводск. 21 с.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В., Данилов А. М., Анненков В. Г., Марковский В. А. 1996. Охотничьи животные Карелии (распространение, численность). Петрозаводск. 38 с.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В., Марковский В. А., Данилов А. М., Якимов А. В. 1998. Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 1998 году. Петрозаводск. 21 с.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В., Тирронен К. Ф., Якимов А. В., Марковский В. А., Ермолаев В. Т., Хомицкий Е. Г. 2005. Численность и распределение охотничьих животных в Карело-Мурманском крае в 2004 году. Петрозаводск. 23 с.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В., Якимов А. В., Ермолаев В. Т., Хомицкий Е. Г. 2004. Численность и распределение охотничьих животных в Карело-Мурманском крае в 2003 году. Петрозаводск: РИО Кар НЦ РАН. 22 с.
- Данилов П. И., Блюдник Л. В., Каньшиев В. Я., Белкин В. В., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф., Востряков К. В., Марковский В. А. 2006. Численность и распределение охотничьих животных в Карело-Мурманском крае в 2005 году. Петрозаводск. 35 с.
- Данилов П. И., Зимин В. Б., Ивантер Э. В., Анненков В. Г. 1978. Материалы по численности тетеревиных птиц в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 54–67.
- Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В., Белкин В. В., Якимов А. В., Федоров Ф. В. 2003. Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 2003 году. Петрозаводск. 22 с.
- Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Белкин В. В., Блюдник Л. В., Марковский В. А., Якимов А. В., Федоров Ф. В. 1999. Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 1999 году. Изд. Петрозаводского госуниверситета. Петрозаводск. 24 с.
- Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Белкин В. В., Марковский В. А., Блюдник Л. В., Якимов А. В., Федоров Ф. В. 2000. Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 2000 году. Петрозаводск. 26 с.
- Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В., Белкин В. В., Якимов А. В., Федоров Ф. В. 2001. Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 2001 году. Петрозаводск. 31 с.
- Данилов П. И., Хелле П., Белкин В. В., Викман М., Ермолаев В. Т., Якимов А. В., Блюдник Л. В., Каньшиев В. Я., Федоров Ф. В. 2002. Распределение и численность охотничьих зверей и тетеревиных птиц в Восточной Финляндии. Петрозаводск. С. 1–18 (на русском и английском языках).
- Данилов П. И., Зимин В. Б., Ивантер Т. В. и др. Фаунистический обзор наземных позвоночных // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск. 1977. С. 109–127.
- Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Федоров Ф. В. Речные бобры Европейского севера России. М.: Наука. 2007. 199 с.
- Донауров С. С. 1947. Рябчик в Печеро-Ильчском заповеднике // Тр. Печеро-Ильчского зап. Вып. IV, ч. 1 М. Заповедная природа Карельского перешейка / Отв. ред. Г. А. Носков. С.-Пб. 2004. 312 с.
- Захарова Л. С. О динамике численности водоплавающих птиц в заповеднике «Кивач» // Наземные позвоночные животные в заповедниках Севера европейской части РСФСР. М. 1990. С. 147–169.
- Зимин В. Б. Осенняя миграция птиц в заповеднике «Кивач» // Тр. заповедн. «Кивач». 1973. Вып. 2. С. 64–125.
- Зимин В. Б. Пролет птиц на восточном берегу Ладожского озера осенью 1992 года // Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Тарту. 1965. № 3. С. 28–50.
- Зимин В. Б., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Тюлин А. Р. Олонецкие весенние скопления птиц. Гуси. М.: Наука. 2007. 299 с.
- Зимин В. Б., Лапшин Н. В., Артемьев А. В. Бурный рост численности белошейной казарки на онежских весенних стоянках птиц // «Миграционные пути и стоянки птиц в Восточной Финляндии». Тез. Междун. симпозиума (14–16 марта 2006 г., СПб, Россия). С.-Пб. 2006. С. 20–22.
- Зимин В. Б., Сазонов С. В., Лапшин Н. В. и др. Орнитофауна Карелии / Отв. ред. В. Б. Зимин. Петрозаводск. 1993. 220 с.
- Зимин В. Б., Ивантер Э. В. Фаунистический обзор наземных позвоночных заповедника «Кивач» // Тр. заповедника «Кивач». Вып. 1. Петрозаводск. 1969. С. 22–64.
- Иванов А. И. Каталог птиц СССР. Л.: Наука. 1976. 276 с.
- Ивантер Э. В. 1962. К биологии рябчика в Карелии // Орнитология, № 4. С. 87–98.
- Ивантер Э. В. 1962. К биологии рябчика в Карелии // орнитология. Вып. 4. М.: Изд. Московского университета. С. 87–98.

- Ивантер Э. В. 1973. Материалы по экологии рябчика // Тр. заповедника «Кивач». Петрозаводск. Вып. 2. С. 126–147.
- Ивантер Э. В. К биологии кряквы в Карелии. Орнитология. Вып. 9. М. 1968. С. 169–177.
- Ивантер Э. В. К экологии свиязи в Карелии // 10-я Прибалт. орнитол. конф. Тез. докл. Рига. Т. 2. 1981. С. 59–62.
- Ивантер Э. В. Чирок-свиистунок в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-запада СССР. Петрозаводск. 1983. С. 57–65.
- Ильинский И. В., Фетисов С. А. О видовом составе, характере пребывания и размещении птиц на восточном побережье Псковского озера и в дельте реки Великой летом 1995 года // Проблемы сохранения биоразнообразия Псковской области. С.-Пб.: Изд-во С.-Пб ун-та. 1998. С. 34–74.
- Карпович В. Н. 1963. Учёт численности боровой дичи маршрутным способом на больших площадях // Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. М.: АН СССР. С. 12–19.
- Карри-Линдал К. Птицы над сушей и морем: Глобальный обзор миграций птиц. М.: Мысль 1984. 204 с.
- Кашеваров Б. Н. 1998. Пернатая дичь района Костомукши // Материалы II Межд. симп. «Динамика численности охотничьих животных Северной Европы» (Петрозаводск, 22–26 июня 1998 г.). Петрозаводск. С. 82–84.
- Кириков С. В. 1975. Южная полоса лесной зоны // Тетеревиные птицы. М. С. 157–202.
- Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 256 с.
- Ковалев В. А. О встречах белошекой казарки в Нижнесвирском заповеднике // Казарка. № 4 М. 1998. С. 375–376.
- Колосов А. М., Лавров Н. П., Михеев А. В. 1975. Биология промыслово-охотничьих птиц СССР. М.: Высш. школа. 320 с.
- Кондратьев А. В., Лапшин Н. В. Материалы к орнитофауне островов Ладожского озера (отчет о результатах обследования, проведенного 8–15 июня 2000 года) // Междунар. конф. «Биоразнообразие Европейского Севера». Тез. докл. Петрозаводск. 2001. С. 77–78.
- Кондратьев А. В., Лапшин Н. В. Редкие виды водоплавающих птиц Ладожского озера // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы (Третий международный симпозиум, 16–20 июля 2002 г., Сортавала, Россия). Петрозаводск, 2003. С. 112–116.
- Корнеева Т. М., Быков А. В., Реган С. П. Наземные позвоночные низовий р. Онеги. М.: Наука. 88 с.
- Коузов С. А., Кравчук А. В. 2008. Первый случай гнездования белошекой казарки *Branta leucopsis* на Кургальском полуострове // Рус. орнитол. журн. Т. 17. № 423. С. 908–910.
- Коханов В. Д. Линька селезней нырковых уток на Белом море // Фауна и биология гусеобразных птиц. Четвертое Всесоюзное совещание 20–23 ноября 1977 г. МОИП, Ин-т географии АН СССР. М.: Наука. С. 5–7.
- Коханов В. Д. О гнездовании малой гаги *Polysticta stelleri* в Кандалакшском заливе Белого моря // Рус. орнитол. журн. Т. 7. № 31. 1998. С. 7–8.
- Коханов В. Д. Дополнения к орнитофауне Карелии // Рус. орнитол. журн. 1999. Т. 8. № 58. С. 3–8.
- Коханов В. Д., Скокова Н. Н. Наблюдение за весенними миграциями птиц в Кандалакшских шхерах // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 3. Мурманск. 1960. С. 121–132.
- Кривенко В. Г., Виноградов В. Г. Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М.: Наука. 2008. 588 с.
- Кумари Э., Ёйги А. Пролет гусей и казарок в Прибалтике // Гуси в СССР. Тарту. 1972. С. 80–93.
- Курхинен Ю. П. 2009. Млекопитающие и тетеревиные птицы Восточной Финляндии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. Автореф. дисс... докт. биол. наук. Петрозаводск. 53 с.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 1. Л. Изд-во Ленингр. ун-та. 1983. 480 с.
- Медведев Н. В. Случай гнездования канадской казарки (*Branta canadensis* L.) на Валаамском архипелаге Ладожского озера // Рус. орнитол. журн. 1992. Т. 1. №1. С. 113–114.
- Межнев А. П. 2004. Глухари, тетерев, рябчик // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000–2003 гг. М. С. 168–189.
- Межнев А. П., Сиголаева Е. А. 2007. Глухари, тетерев, рябчик // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. М. С. 146–155.
- Миграция птиц Восточной Европы и Северной Азии. Аистообразные – Пластинчатоклювые, 1979. Отв. ред. В. Д. Ильичев. М.: Наука. 247 с.

- Миккола-Роос М. История белошекой казарки *Branta leucopsis* в Финляндии и Балтийском море // Миграционные пути и стоянки птиц в Восточной Фенноскандии. Тез. Междун. симпозиума (14–16 марта 2006 г., СПб, Россия). СПб., 2006. С. 38–40.
- Михалева Е. В., Бирин У. А. Птицы Валаамского архипелага (аннотированный список видов) // Рус. орнитол. журн. Экспресс-выпуск 1997. Т. 6. Вып. 9. С. 11–21.
- Михалева Е. В., Сазонов С. В., Медведев Н. В., Лапшин Н. В., Зимин В. Б. Птицы // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и северного Приладожья. Петрозаводск. 2000. С. 279–301.
- Нейфельдт И. А. Об орнитофауне южной Карелии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1958. Т. 25. С. 183–254.
- Новиков Г. А. Материалы из дневников по Карелии за 1934–1935 гг. Пудожский район. Петрозаводск, 1935. Архив лаб. зоологии Института биологии Кар НЦ РАН.
- Носков Г. А., Смирнов О. П. миграция птиц весной 1998 года в Свирской губе Ладожского озера // Матер. по программе «Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденции их изменений в России». Вып. 2. М. 1998. С. 20–35.
- Носков Г. А., Зимин В. Б., Резвый С. П., Рымкевич Т. А., Лапшин Н. В., Головань В. А. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья (Тр. БиНИИ ЛГУ. № 33). Л.: Изд. ЛГУ. 1981. С. 3–86.
- Плешак Т. В., Корепанов В. И. 1997. Фауна куриных птиц Архангельской области // Мат. научн. конф., посвящ. 75-летию ВНИИОЗ «Вопросы прикладной экологии (природопользования) охотоведения и звероводства». Киров. С. 181–182.
- Потапов Р. Л. 1987. Отряд курообразные // Птицы СССР. Л.: «Наука». С. 9–260.
- Русаков О. С. 1963. Численность, питание и стациональные размещения тетеревиных в Ленинградской области // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Л. С. 164–194.
- Русаков О. С. 1976. Структура популяции тетерева и её изменчивость в связи с динамикой численности // Мат. совещания по промысловой орнитологии. М. С. 96–101.
- Рябицев В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург. Изд-во Уральского ун-та. 2001. 608 с.
- Сазонов С. В. Орнитофауна заповедников и национальных парков северной тайги Восточной Фенноскандии и ее географический анализ. Петрозаводск. 1997. 116 с.
- Северцов С. А. 1932. Материалы по биологии размножения Tetraonidae // Тр. лабор. прикл. зоол. АН СССР. Л.
- Северцов С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.-Л.: Изд. АН СССР. 316 с.
- Семёнов-Тян-Шанский О. И. 1959. Экология тетеревиных птиц. М., 317 с.
- Семёнов-Тян-Шанский О. И., Гилязов А. С. Птицы Лапландии. М.: Наука. 1991. 288 с.
- Силантьев А. А. 1898. Обзор промысловых охот в России. СПб., 619 с.
- Скокова Н. Н. Пролет птиц осенью 1958 г. в окрестностях Поньгомы // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 3. Мурманск. 1960. С. 152–174.
- Спангенберг Е. П., Леонович В. В. Птицы северо-восточного побережья Белого моря // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 3. Мурманск. 1960. С. 213–336.
- Стариков Д. А., Носков Г. А., Бабушкина О. В. и др. Результаты наблюдений за весенними миграциями птиц в окрестностях Ладожской орнитологической станции в 2005–2007 гг. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденции их изменений на Северо-Западе России. Вып. 6. СПб. 2009а. С. 27–44.
- Стариков Д. А., Носков Г. А., Бабушкина О. В. и др. Результаты наблюдений за летними и осенними миграциями птиц в окрестностях Ладожской орнитологической станции в 2005–2007 гг. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденции их изменений на Северо-Западе России. Вып. 6. СПб. 2009б. 49–70.
- Фетисов С. А., Ильинский И. В., Пчелинцев В. Г. 1998. Материалы к зимней орнитофауне Псковской области на границе южной тайги и хвойно-широколиственной зоны // Проблемы сохранения биоразнообразия Псковской области. СПб.: Изд-во С-Петербург. ун-та. С. 101–110.
- Фетисов С. А., Ильинский И. И., Головань В. И. Биотопическое размещение и плотность населения птиц в период проектирования национального парка «Себежский» // Проблемы сохранения Биоразнообразия Псковской области. С.-Пб 1998. С. 92–100.
- Фетисов С. А., Ильинский И. И., Головань В. И., Федоров В. А. Птицы Себежского Поозерья и национального парка «Себежский». Ч. 1. СПб. 2002. 152 с. (Труды С.-Петерб. О-ва естествоисп. Сер. 6. Т. 3.
- Формозов А. Н. 1935. Колебания численности промысловых животных. Л. 107 с.
- Хохлова Т. Ю. Эколого-фаунистическая характеристика гнездовой орнитофауны Заонежья // Вестн ЛГУ. Сер. биол. Вып. 15. С. 22–30.

- Хохлова Т. Ю., Яковлева М. В. Гнездящиеся водоплавающие птицы островов Онежского озера. Тез. докл. Первого Всесоюзн. семинара «Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц». М., 1984. С. 23–24.
- Храбрый В. М. Птицы Санкт-Петербурга – фауна, размещение, охрана. С.-Петербург. 1991. 275 с. (Труды Зол. Ин-та. Т. 236).
- Черенков А. Е., Семашко В. Ю., Тertiцкий Г. М. Миграции птиц в районе Онежского залива Белого моря // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденции их изменений на Северо-западе России. Седьмой выпуск. С.-Петербург. 2009. С. 5–57.
- Юргенсон П. Б. 1961. К проблеме изучения колебаний численности рябчика // Экология и миграция птиц Прибалтики. Тр. IV Приб. орнитол. конф. Рига. С. 91–96.
- Юргенсон П. Б. 1968. Охотничьи звери и птицы. М.: «Лесная промышленность», 308 с.
- Яковлева М. В. 2003. Динамика численности тетеревиных птиц в заповеднике «Кивач» в 1970–2001 гг. // Мат. III Межд. симп. «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» (Сортавала, 16–20 июня 2002 г.). Петрозаводск. С. 206–210.
- Яковлева М. В. 2007. Динамика численности зимующих птиц в заповеднике «Кивач» // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. М. 83–92.
- Яковлева М. В. Изменение населения гнездящихся птиц заповедника «Кивач» за последние 40 лет // Труды государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 3. Петрозаводск. 2006. С. 3–18.
- Annual game bag. 2004. Helsinki. 26 p.
- Cramp S., Simmons K. E. L. The Birds of the Western Palearctic. Oxford: Oxford Univ. press. 1977. Vol. 1. 722 p.
- Danilov P.I., Belkin V.V., Kurhinen Ju. P. 2005. Long term dynamics of forest grouses in Russian Karelia // 10th International Symposium on grouse. Luchon, France. P. 38.
- Delany S., Scott D. 2002. Waterbirds population estimates – Third edition // Wetland International Series, № 12. Wageningen. The Netherlands.
- Helle P., Danilov P., Belkin V., Blydnik L., Yakimov A.. 2003. Grouse as indicators of forest landscape structure: Finland vs Russian Karelia comparison // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Мат. III Международного симпозиума. Петрозаводск. С. 77–81.
- Höglund N. 1952. Swedish Sportsmen's Association's marking of game 1945–1954. Viltrevy. Vol. 1, N 2. Stockholm. P. 162–224.
- Koskimies P. Karjalan linnustosta: Karjalan kannaksen sekä Laatokan, Aunuksen ja Äänisen Karjalan linnustolli sista erikoispiirteistä // Ornis Karelica. 1979. 5. VSK. N 3. P. 68–89.
- Kurhinen J., Danilov P., Linden H., Helle P., Belkin V., Gromtsev A. 2008. Spatial distribution of forest grouse in Russian taiga of Fennoscandia // 11th International grouse symposium. Whitehorse, Yukon territory, Canada (11–15 September 2008). P. 43.
- Kurhinen Ju., Danilov P., Gromtsev A., Helle P. and Lindén H. 2009. Patterns of black grouse, *Tetrao tetrix* distribution in northwestern Russia at the turn of the millennium // Folia Zool. – 58(2): 168–172.
- Lehikoinen A., Kondratyev A., Asanti T. et all. Survey of arctic bird migration and staging areas at the White Sea, in the autumns of 1999 and 2004 // Finnish Environment Institute. Helsinki. 2006. 104 p.
- Merikallio E. Lintutietoja Aunuksesta vuodelta 1919 // Ornis Fennica. 1943. Vol. XX. № 4. P. 90–93.
- Paatela I. Laatokan itärannikon linnustosta // Ornis Fennica. 1947. № 3–4. P. 93–105.
- Pakarinen R., Siikavirta H. 1993. Lintuja Karjalan merella // Linnut. 1993. 28, Vol. 5. P. 36–39.
- Siivonen L. 1948. Decline in numerous mammal and bird populations in north-western Europe during the 1940 s. Riistatieteellisiä Julkisuja, № 2, Helsinki. P. 1–26.
- Siivonen L. 1952. On the reflection of short-term fluctuations in numbers in the reproduction of tetraonids // Riistatieteellisiä Julkisuja. № 9. Helsinki. P. 1–43.
- Siivonen L. 1957. The problem of the short-term fluctuations in numbers in tetraonids in Europe // Riistatieteellisiä Julkisuja. № 19. Helsinki. P. 1–44.
- Tiainen J., Pakkala T. 1996. Peltopyy (*Perdix perdix*) // Riistan jäljille. Helsinki. S. 186–189.
- Zimin V. B., Artemyev A. V., Lapshin N. V. Survey of spring bird migrations and stopovers in Olonets fields in Karelia // Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia (Fourth issue). St. Petersburg. World & Family. P. 18–28.

4.1.3. Распределение и численность редких и охраняемых видов птиц

На территории Карелии зарегистрировано 293 вида птиц и 51 из них занесен в Красную книгу Республики Карелия (2007), а 24 в Красную книгу Российской Федерации (2001). Задачей настоящего обзора является подведение итогов многолетнего мониторинга видов птиц, из Красной книги

Российской Федерации, оценка современного состояния этих видов в Карелии и разработка рекомендаций по их охране и воспроизводству.

В 2007 г. вышла в свет новая редакция Красной книги Республики Карелии в нее включены 22 вида из Красной книги Российской Федерации (табл. 12). Для двух видов птиц, занесенных в федеральную Красную книгу – стервятника – *Neophron perenopterus* L. и среднего дятла – *Dendrocopos medius* L. на территории Карелии отмечены только по однократному случайному залету. Основные ареалы этих видов расположены далеко за пределами региона и вероятность их появления на территории республики невелика. Поэтому они в список новой редакции Красной книги Карелии не включены и здесь не упоминаются.

Таблица 12

Список птиц, занесённых в Красную книгу Российской Федерации, встречающихся на территории Республики Карелии

Вид	Категория		
	Кр. кн. РК		Кр. кн. РФ
1. <i>Gavia adamsii</i> (G.R. Gray.) – Белоногая гагара	3	VU	3
2. <i>Ciconia nigra</i> (L.) – Черный аист	2	EN	3
3. <i>Cygnus bewickii</i> Yarell – Тундряный лебедь	3	VU	5
4. <i>Anser erythropus</i> (L.) – Пискулька	3	VU	2
5. <i>Eulabeia indica</i> (Lath.) – Горный гусь	1	CR	1
6. <i>Branta bernicla</i> (L.) – Черная казарка	3	VU	3
7. <i>Rufibrenta ruficollis</i> (Pall.) – Краснозобая казарка	3	VU	3
8. <i>Pandion haliaetus</i> (L.) – Скопа	3	NT	3
9. <i>Haliaeetus albicilla</i> (L.) – Орлан-белохвост	2	EN	3
10. <i>Aquila clanga</i> Pall. – Большой подорлик	2	EN	2
11. <i>Aquila pomarina</i> C.L. Brehm – Малый подорлик	3	VU	3
12. <i>Aquila chrysaetus</i> (L.) – Беркут	2	EN	3
13. <i>Circus gallicus</i> (Gm.) – Змееяд	1	CR	2
14. <i>Circus macrourus</i> (Gm.) – Степной лунь	2	EN	2
15. <i>Falco gyrfalco</i> (L.) – Кречет	1	CR	2
16. <i>Falco peregrinus</i> Tunst. – Сапсан	1	CR	2
17. <i>Haematopus ostralegus longipes</i> Buturlin – Кулик-сорока (материковый подвид)	3	VU	3
18. <i>Sterna albifrons</i> Pall. – Малая крачка	2	EN	2
19. <i>Hydroprogne caspia</i> (Pall.) – Чеграва	4	DD	3
20. <i>Bubo bubo</i> (L.) – Филин	2	EN	2
21. <i>Lanius excubitor</i> L. – Серый сорокопут	3	LC	3
22. <i>Parus cyaneus</i> Pall. – Белая лазоревка	3	LC	4

Статус 22 видов птиц из Красной книги Российской Федерации, встречающихся на территории Карелии, различен. Достоверно доказано регулярное гнездование 9 из них, что подтверждено находками гнезд и выводков (скопа, орлан-белохвост, большой подорлик, беркут, сапсан, кулик-сорока, чеграва, филин и серый сорокопут). Другие 4 вида, возможно, иногда гнездятся на территории Карелии (черный аист, змееяд, степной лунь, малая крачка). На размножение этих птиц указывают неоднократные летние встречи, токовое и тревожное поведение птиц, однако строгих доказательств их гнездования пока не имеется. Еще 4 вида в настоящее время встречаются только на пролете (тундряный лебедь, пискулька, черная казарка, кречет). К категории залетных относятся 5 видов (белоногая гагара, горный гусь, краснозобая казарка, малый подорлик, белая лазоревка), причем для них характерны неоднократные залеты на территорию республики, и предполагается возрастание частоты встреч этих птиц в будущем.

Состояние популяций и распределение по территории Республики Карелия птиц, занесенных в Красную книгу Российской Федерации

Белоногая гагара – *Gavia adamsi* (G.R. Gray.). Типичный представитель арктической фауны. Редкий залетный для территории Карелии вид. Гнездовой ареал охватывает арктическое побережье

Евразии и Северной Америки, континентальный ареал прерывистый, состоит из нескольких изолированных участков. Занесена в Приложения двусторонних соглашений, заключенных Россией с Японией, США, Республикой Корея и КНДР об охране мигрирующих птиц. Гнездится на водоемах в тундровой зоне, включая арктические острова: Колгуев, Вайгач, южный остров Новой Земли и др. (Степанян, 2003). В Карелии трижды отмечены залеты этого вида: в ноябре 1978 и 1989 гг. одна и две особи в Чупинской и Ругозерской губах Белого моря, в мае 1997 г. одна особь на оз. Гебозеро в заповеднике Кивач (Коханов, 1999; Яковлева, 2008).

Черный аист – *Ciconia nigra* (L.). Залетный, возможно гнездящийся на территории Карелии вид. Занесен в Красные книги Балтийского региона и ряда европейских стран. Представитель лесной палеарктической фауны, приурочен преимущественно к южным областям лесной зоны Евразии. Северная граница гнездового ареала проходит через территорию Ленинградской области, где в южных и центральных районах гнездится около 8–10 пар (Красная книга природы Ленинградской области, 2002). В Карелии и у ее южных границ отмечены редкие летние встречи этого вида: в 1969, 1970 и 1972 гг. в окрестностях д. Гумбарицы на юго-восточном побережье Ладожского озера (Ленинградская область) и пара птиц в 1969 г. в Муезерском районе на р. Чирка-Кемь (Носков и др., 1981, Зимин и др., 1993). В последние десятилетия эти птицы на территории Карелии не встречались.

Тундряный лебедь – *Cygnus bewickii* (Yarrel). В Карелии немногочисленный мигрирующий вид. Представитель арктической фауны, гнездится в тундровой зоне вдоль арктического побережья от долины р. Печенги на Кольском полуострове до Чукотки (Степанян, 2003). Занесен в Красные книги Балтийского региона, Восточной Финноскандии и ряда европейских стран. В Карелии весной начинает лететь позже лебедя-кликун, во второй половине апреля и в мае, а осенью мигрирует раньше кликуна, в сентябре-октябре. Тундряный лебедь регистрируется во многих пунктах, где проводятся стационарные наблюдения за миграциями птиц; чаще отмечаются стаи лебедей, следующие транзитом. В Карелии весенние стоянки известны на юго-восточном побережье Ладожского озера (до 100–200 птиц), в небольшом числе тундряные лебеди останавливаются на полях в окрестностях г. Олонца (до 50–60 птиц за весну), в окрестностях г. Петрозаводска – на оз. Логмозеро и на мелководьях Онежского оз. – в Деревянской бухте у пос. Деревянное, на акватории Петрозаводской губы возле дачных поселков Зимник и Бараний берег. Крупная весенняя стоянка вида сформировалась в 1994–1998 гг. на мелководном северо-западном плесе оз. Водлозера, где во второй половине мая собирается от 70–100 до 150–200 особей (Сазонов и др., 2001). В Калевальском национальном парке летние скопления тундряных лебедей были отмечены в июне 1997 г. на оз. Суднозеро (55 птиц) и в июле 2000 г. на оз. Лабука – до 10 особей.

Пискулька – *Ancer erythropus* (L.). Редкий пролетный, ранее гнездившийся на территории Карелии вид, занесен в Красный список МСОП и в Красные книги Балтийского региона, Восточной Финноскандии и многих европейских стран. Представитель арктической фауны, в небольшом числе гнездится в горно-тундровых районах Восточной Финноскандии от Норвегии до Кольского полуострова. Основной ареал пискульки расположен в тундрах и лесотундрах, а местами захватывает и северную окраину лесной зоны к востоку от полуострова Канин до Чукотки. Для территории Карелии известен единственный случай гнездования в 1935 г. на горной пустоши горы Мянтьютунтури в бассейне оз. Паанаярви (Suomalainen, 1952). Ближайшие места гнездования в настоящее время находятся в низкогорных и среднегорных ландшафтах Финляндии и Кольского полуострова. В Карелии пискулька – редкий транзитный мигрант, медленно сокращающий свою численность. До 1990 г. в период весенней и осенней миграций на территории Республики иногда учитывали от 10–15 до 80 птиц, но и тогда этот вид встречался не ежегодно (Зимин и др., 1993). В последнее время на пролете отмечаются лишь одиночные особи или небольшие группы в стаях белолобых гусей (Зимин и др., 2007). Во время стационарных исследований весенних миграций гусей и казарок в окрестностях г. Олонца в период с 1993 по 2009 гг. достоверно зафиксированы только 5 встреч этих птиц: 1 особь – в 1993 г., 2 птицы – в 1997 г. и по 1 – в 1998, 2002 и 2007 гг. На полях в окрестностях пос. Шуя в мае 2006 г. отмечены 3 птицы этого вида.

Горный гусь – *Eulabeia indica* (Lath.). Редкий, залетный вид. Представитель горной фауны, эндемик Центральной Азии, гнездится в горах Алтая, Тянь-Шаня, Памира, Тибета, Монголии. Зане-

сен в Приложение Боннской Конвенции по сохранению мигрирующих птиц по всему ареалу их обитания. Исконный гнездовой ареал этого вида невелик и лежит далеко за пределами Карелии, не проходят через ее территорию и миграционные пути этих птиц. Однако в последние десятилетия, в связи с непреднамеренной интродукцией, горный гусь начал гнездиться в западной Европе. В Бельгии и Нидерландах птицы этого вида, сбегавшие из зоопарков, за последние 20 лет сформировали устойчивые гнездовые популяции, насчитывающие сотни особей (Lensink, 1996; Devos, Anselin, 1997). Так что этот эндемик центральной Азии постепенно становится новым гнездящимся видом птиц Европы. Весной часть особей вовлекается в миграцию и движется на север в стаях белолобых гусей и гуменников. На весеннем пролете этот вид начали регистрировать в Финляндии, в Архангельской области и в Республике Коми. В качестве редкого залетного вида горный гусь несколько раз отмечался и в Карелии на сельхозугодьях Олонецкой равнины (Зимин и др., 2007). В апреле-мае 2002, 2003 и 2004 гг. одиночные особи в течение продолжительного времени держались на полях в стаях белолобых гусей и гуменников. В ближайшем будущем с ростом европейской популяции этого вида следует ожидать более частых залетов этих птиц и на территорию Карелии.

Черная казарка – *Branta bernicla* (L.). На территории Карелии – редкий транзитный мигрант. Вид арктической фауны, летом населяет тундры у побережья морей Ледовитого океана от полуострова Ямал до Чукотки. Вне России гнездится на Шпицбергене, в Гренландии и в Северной Америке. Занесена в Приложение Боннской Конвенции. В Красную книгу Российской Федерации включен атлантический подвид черной казарки *B. bernicla hrota*, населяющий Шпицберген и Землю Франца-Иосифа (Степанян, 2003). В Карелии эти птицы встречаются только в период миграций. Над большей частью территории республики черная казарка проходит транзитом. Сравнительно крупные стоянки вида, насчитывающие по несколько сотен особей, зарегистрированы только на побережье Белого моря в районе Вирьмы, Нюхчи, Шуйострова и Поньгомы. Кратковременные остановки птицы делают на северо-восточном побережье Ладожского озера (Green et al., 2002, Зимин и др., 2007). Одиночные особи и группы до 6 птиц (в том числе и птицы атлантического подвида) в отдельные годы встречались на весенних стоянках гусей и казарок в окрестностях г. Олонца, а иногда регистрировались и на юго-восточном побережье Ладожского озера.

Краснозобая казарка – *Rufibrenta ruficollis* (Pall.). В Карелии относится к редким залетным птицам. Арктический вид, занесенный в Красный список МСОП, эндемик России, гнездится по берегам рек в области тундры и севера лесотундры от восточного побережья полуострова Ямал до бассейна р. Хатанги. Наиболее западные места зимовок расположены в Болгарии и Румынии. Пути пролета этих птиц проходят по южным регионам Европейской части России, однако в последнее время казарки все чаще регистрируются в Европе значительно севернее традиционных мест зимовки или русел миграции.

В последние десятилетия во многих странах Западной Европы растет частота зимних встреч краснозобой казарки, возможно, в связи со сменой мест зимовки некоторыми представителями вида, или с бегством птиц из зоопарков. Все чаще эти птицы стали регистрироваться в центрально-европейских областях России, а также в Финляндии и Эстонии (Иванчев, 2001; Меньшиков, 2003, Salminen, 1983, Leito 1996). Регулярными становятся и залеты краснозобых казарок в Карелию и сопредельные регионы, поэтому этот эндемик западносибирской тундры включен в Красную книгу Республики.

По данным местных охотников, в окрестностях пос. Вирьма на Белом море осенью 1992 г. были встречены одна особь и стая из 30 краснозобых казарок. Одиночные особи и отдельные пары встречались в стаях белолобых гусей весной на полях в окрестностях г. Олонца. В 1998 г. пара краснозобых казарок держалась там с 27 апреля по 14 мая, по одной особи зарегистрировано 2 мая 2002 г. и 24 апреля 2003 г. (устн. сообщ. А. В. Кондратьева) и пара птиц – 13 мая 2007 г. (устн. сообщ. В. А. Бузуна)

Скопа – *Pandion haliaëtus* (L.). Редкий гнездящийся на территории Карелии вид. Ареал охватывает большую часть Земного шара, за исключением Антарктиды и Южной Америки, однако повсюду численность вида невелика, и он включен в Красные книги многих стран мира. Приурочен к пресным и морским водоемам с высокой рыбопродуктивностью. Может положительно реагировать на гидротехническое строительство: на Рыбинском водохранилище с появлением обширных площа-

дей мелководий (с конца 1940-х до 1980-х годов) постепенно сформировалась довольно многочисленная популяция скопы (Немцев, 1988).

За последние 15 лет отмечается заметное увеличение численности скопы во многих таежных регионах. В Финляндии её поголовье возросло с 760 до 1000 пар (Saurola, 1990; Red Data Book ..., 1998). В Дарвинском заповеднике на Рыбинском водохранилище за 1980-е годы произошло удвоение популяции скопы – с 10–12 до 22–27 пар (Немцев, 1988). К 2005 г. здесь обитало уже 40–45 пар этих птиц (Кузнецов, Немцев, 2005). В южном Приладожье обнаружена крупнейшая в Ленинградской области гнездовая группировка скопы, увеличившаяся на протяжении 1995–2000 гг. с 20 до 30 пар (Ключевые орнитологические территории России, 2000; Пчелинцев, 2001).

В Карелии в 1990-ые годы число выявленных гнездовых территорий возросло с 75 до 130 (Сазонов и др., 2001). В окрестностях оз. Водлозера население скопы выросло с 12–15 пар в 1988–1989 до 20–25 пар в 1998–2000 гг. В бассейне р. Илексы в 1986–1988 гг. поголовье несколько увеличилось по сравнению с 1981–1985 гг., и составило 10–12 пар, примерно столько же скоп насчитывалось в 1997–2000 гг. (Борщевский, 1991; Сазонов и др., 2001).

В национальном парке Водлозерский в настоящее время обитает около 38–42 пар (в том числе в карельской части парка – 24–26 пар). В Кожозерском природном парке насчитывается около 12–14 пар скоп. Плотность населения вида в окрестностях оз. Водлозера – 1,9 пар, в бассейне Илексы – 0,4 пар, в Кожозерском парке 0,7 пар на 100 км² угодий. Локально показатель учета достигает в Северном Водлозерье 3 пар, у побережья оз. Кожозера – 2,5 пар, на Шидмозерском участке парка – 2 пары на 100 км².

В северотаежной подзоне Карелии на большинстве существующих и планируемых ООПТ плотность населения скопы не превышает 0,5–1,5 пар на 100 км²: заповедник Костомукшский (0,8), национальные парк Паанаярви (0,6), Калевальский (1,4), планируемые национальные парки Тулос (1,6) и Поньгомский (1,1), комплексный морской заказник Сорокский (0,5). Численность скопы в западной части Белого моря, включая Онежский полуостров, оценивается в 45–50 пар, из них в карельском секторе гнездится около 30 пар.

В среднетаежной подзоне в оптимальных условиях (повышенная рыбопродуктивность водоемов, низкие рекреационные нагрузки, наличие высокоствольных лесных массивов) скопа может гнездиться с довольно высокой плотностью также и вне ООПТ (1–2 пары на 100 км²). В 1996 г. в окрестностях г. Сортавала на берегу оз. Хюмпелянъярви в 3–4 км от пос. Заозерный найдено жилое гнездо скопы, находящееся в густонаселенной местности (дачные кооперативы и сельхозугодья). В нем 28 апреля самка плотно насиживала 2 яйца (Д. Клибанюк, личное сообщение).

За годы наших исследований в Карелии и на западе Архангельской области найдено 54 жилых гнезда скопы. Большинство из них (49) размещалось на соснах (включая сухостойные деревья), два гнезда – на елях (Паанаярви), одно – на сухостойной осине (Водлозеро), одно – на лиственнице (юго-восток Пудожского района). В средней Карелии также обнаружено гнездо на площадке металлической опоры высоковольтной линии электропередач, проходящей в окрестностях пос. Тикша (Зимин и др., 1993). В Финляндии скопы охотно заселяют искусственные гнездовые платформы, на которых располагается до 40 % гнезд (Saurola, 1990).

Современная численность скопы в Карелии оценивается в 250 пар, при выявленных 170 гнездовых территориях. В северотаежной и среднетаежной подзонах гнездится примерно равное число скоп, соответственно 110 и 140 пар (рис. 13).

Гнездовая группировка скопы, обитающая в Водлозерско-Кожозерском таежном резервате (50–56 пар), является на сегодня одной из самых крупных на севере европейской части России. По размерам она сопоставима со столь же многочисленной популяцией скопы Рыбинского водохранилища, насчитывающей по разным оценкам от 40–50 до 55–60 пар (Ключевые орнитологические территории России, 2000; Кузнецов, Немцев, 2005).

Суммарное поголовье вида на Северо-Западе России оценивается в 410 пар: Кольский полуостров – 25, Карелия – 250, запад Архангельской области – не менее 85, Ленинградская область – около 50 пар (Ганусевич, 1988; Ключевые орнитологические территории России, 2000; Плешак, 2000; Пчелинцев, 2001; Хохлова и др., 2001; Красная книга Мурманской области, 2003; Сазонов, 2004; Red Data Book ..., 1998). Таким образом, в Водлозерско-Кожозерском резервате сосредоточено свыше 10 % населения скопы, гнездящейся на таежном Северо-Западе России.

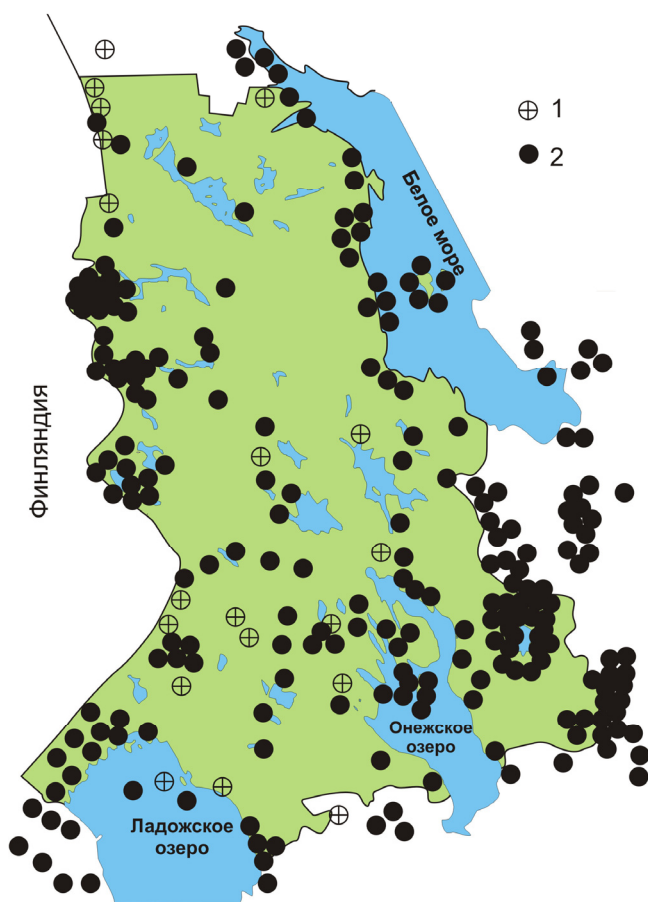


Рис. 13. Размещение гнездовых участков скопы в Карелии и на сопредельных территориях:
1 – регистрации в гнездовой период до 1970 г.,
2 – то же по современным данным

Орлан-белохвост – *Haliaeetus albicilla* (L.). Редкий гнездящийся на территории Карелии вид. Ареал орлана-белохвоста охватывает большую часть Палеарктики, но повсюду он редок и занесен в Красный список МСОП и в Красные книги многих стран мира. Во всех географических зонах приурочен к побережьям крупных водоемов – пресных и морских, отличающихся повышенным уровнем рыбопродуктивности. Современный оптимум ареала вида, расположенный в северных таежных регионах европейской России, во многом имеет вторичное происхождение. Подобное положение обусловлено прямым преследованием орлана со стороны человека в густонаселенных областях средней полосы и юга России, пресс которого оставался неизменно высоким вплоть до 60–70-х годов XX столетия.

За последние 15 лет, благодаря налаженной охране вида на местах гнездования и зимовки (прежде всего в государствах Балтийского региона) наметилась тенденция к восстановлению его численности во многих регионах России и сопредельных стран, включая юг лесной зоны. На протяжении 1990–2000 гг. популяция орлана в Финляндии выросла с 80 до 130 пар, в Карелии с 40 до 70 пар, в Ленинградской области с 12 до 20 пар, то есть более чем в 1,5 раза (Мальчевский, Пукинский, 1983а; Пчелинцев, 2001; Сазонов, 2004; Red Data Book..., 1998). В постоянно контролируемой популяции

этого вида, обитающей на оз. Водлозере, к настоящему времени насчитывается около 23 гнездящихся пар, еще 3 пары гнездится в непосредственной близости от границ Водлозерского парка. В 1988–1989 гг. на Водлозере учтено 11–12 пар, в 1993 г. – 15–16 пар, в 1998–2000 гг. – 23–26 пар орланов (Сазонов и др., 2001). Столь же ощутимый прирост численности наблюдался в другом районе с оптимальными для вида условиями: в Дарвинском заповеднике популяция на Рыбинском водохранилище выросла с 10–12 пар в 1988 г. до 22–24 пар в 2000 г. и 28–30 пар в 2005 г. (Немцев, 1988; Кузнецов, Немцев, 2005).

В 1995–1997 гг. водлозерскую популяцию орлана-белохвоста детально изучали Й. Хёгмандер и его коллеги (2001). По данным этих авторов, общая успешность размножения орлана в водлозерье составила 1,8 птенца на удачную попытку гнездования. В результате кольцевания птиц установлено, что ближайшие места зимовки орланов, появившихся на свет на побережье Водлозера, находятся на Балтийском море. Из 28 помеченных кольцами птенцов, в последующие годы трех наблюдали на о. Сааремаа (Эстония), на Аландских островах и на материке у юго-восточного побережья Финляндии.

За все годы в Карелии и на западе Архангельской области обнаружено 56 жилых гнезд орлана-белохвоста. Из них 52 гнезда размещались на соснах, два – на осинах (Водлозеро) и еще два – на площадках триангуляционных вышек (Белое море, Кожозерский парк). Случай гнездования орлана на триангуляционной вышке зарегистрирован также в Архангельской области в среднем течении р. Кулой (Рыкова, Рыков, 1989).

Современная численность орлана-белохвоста в Карелии оценивается в 80 пар. С учетом мест обитания, известных в прошлом или до сих пор не выявленных, поголовье орлана на территории Республики может достигать 85 пар (рис. 14). Крупнейшие поселения расположены в окрестностях оз. Водлозера и в карельском секторе Белого моря.

На территории Водлозерско-Кожозерского таежного резервата обитает самая крупная на севере европейской части России гнездовая группировка орлана-белохвоста, насчитывающая около 51–53 пар. В национальном парке Водлозерский выявлено гнездование 46 пар орлана-белохвоста, из них 20 пар обитает на территории Архангельской области. В Кожозерском парке гнездится не менее 5 пар орланов. К северу от его границ, в среднем течении р. Кожы, держится еще две пары птиц (Сазонов, 2005). Плотность населения вида на Водлозерье составляет 2 пары, в бассейне Илексы 0,6 пар, в Кожозерском парке 0,25 пар на 100 км² угодий.

В западной части Белого моря (включая территорию Карелии и прилегающих районов Мурманской и Архангельской областей) в настоящее время гнездится около 25–30 пар, из них на территории Карелии – около 16 пар.

Современная численность орлана-белохвоста на Северо-Западе России оценивается в 175 пар, в том числе Кольский полуостров – 35 пар, Карелия – 80, запад Архангельской обл. – 40, Ленинградская обл. – 20 пар (Ганусевич, 1988; Плешак, 2000; Пчелинцев, 2001; Хохлова и др., 2001; Красная книга Мурманской области, 2003; Сазонов, 2004; Red Data Book..., 1998).

Большой подорлик – *Aquila clanga* (Pall.). Очень редкий гнездящийся на территории Карелии вид. Представитель лесной палеарктической фауны, предпочитающий равнинные лесные территории. В последние десятилетия численность большого подорлика повсеместно подвержена сильному сокращению, он занесен в Красный список МСОП и в Красные книги многих стран Европы. В Красную книгу России занесены популяции, населяющие европейскую часть страны и Дальний Восток. В таежных регионах Северной Европы вид характеризуется отчетливо выраженными юго-восточными связями. Обитание большого подорлика близ западной границы ареала стало одной из главных причин его исчезновения в Финляндии уже после 1975 г. (Red Data Book..., 1998). Большой подорлик отличается от беркута по выбору местообитаний и гнездится преимущественно в избыточно-увлажненных лесах, приуроченных к низменным речным поймам и сильно заболоченным водораздельным местностям.

В середине XX века большой подорлик был распространен гораздо шире, чем в настоящее время. В частности, он неоднократно отмечался в северотаежной подзоне Карелии и сопредельных регионов. В июне 1941 г. одна особь добыта у с. Холмогоры Архангельской области (Дементьев, 1951). На территории Карелии летом 1941 г. южнее стыка озер Пяозеро и Топозеро в окрестностях д. Кананайнен (65°45' с.ш. и 31°21' в.д.), на сосне было найдено гнездо большого подорлика, 30 июля в нем было два больших оперенных птенца (Lehtonen, 1942). Эта гнездовая находка – самая северная из известных для европейской части России. В начале июля 1950 г. одиночный большой по-

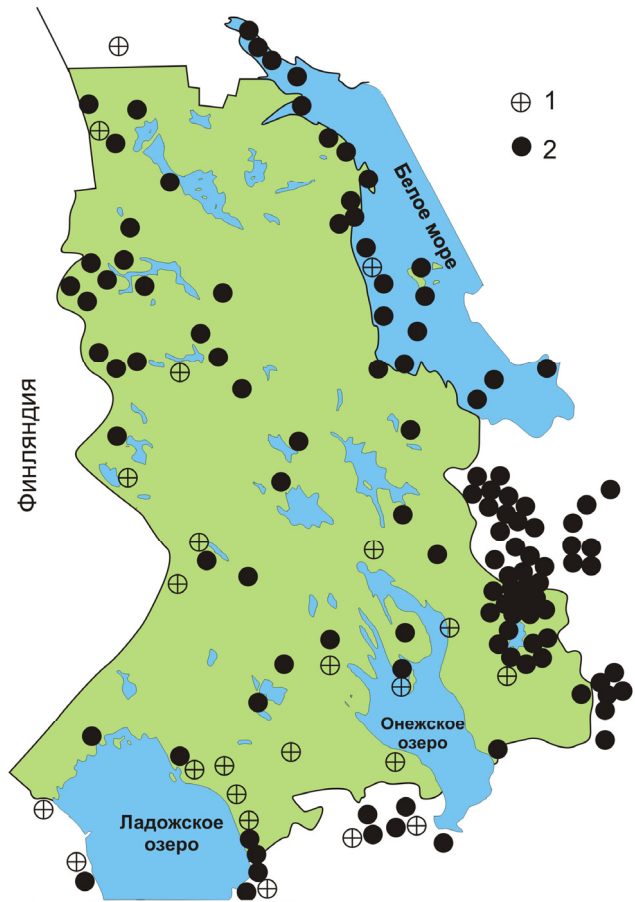


Рис. 14. Размещение гнездовых участков орлана-белохвоста в Карелии и на сопредельных территориях: 1 – регистрации на гнездовье до 1970 г., 2 – то же по современным данным

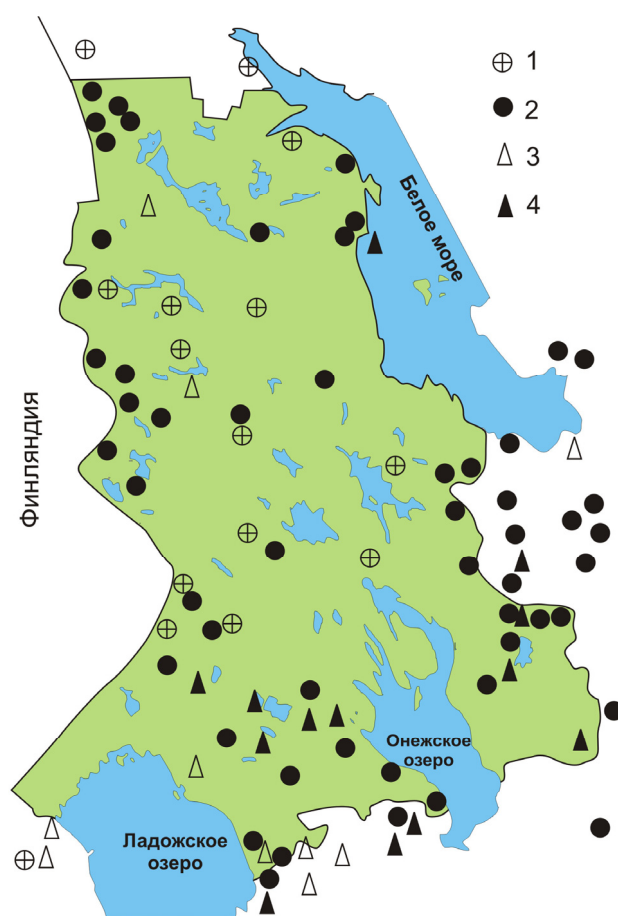


Рис. 15. Размещение беркута и большого подорлика в Карелии и на сопредельных территориях:

1 – встречи беркута до 1970 г., 2 – встречи беркута по современным данным, 3, 4 – то же для большого подорлика

Обитание еще 2–3 пар большого подорлика предполагается в окрестностях оз. Водлозеро и на Колодозерском участке в юго-восточной части Пудожского района. Возможно, продолжается гнездование большого подорлика, известное в 1981–1988 гг. для среднего течения р. Илекса на архангельской территории национального парка Водлозерский (Борщевский, 1991). Единственная регистрация вида за последние годы в северотаежной подзоне Карелии – это встреча одной особи 3 августа 1991 г. на низинном болоте у побережья Белого моря против о. Сыроватка, к северу от устья р. Воньга.

В последние десятилетия эти птицы иногда встречаются в средней и южной Карелии. Одиночная особь была отмечена в мае 2003 г. на территории заповедника Кивач (Яковлева, 2008). На полях в окрестностях г. Олонца в начале мая 1997 г. зарегистрирована пара больших подорликов, одиночные особи отмечены здесь в апреле и мае 1998, 2004 и 2006 гг.

Малый подорлик – *Aquila pomarina* C.L. Brehm. Очень редкий залетный для территории Карелии вид. Населяет лиственные и смешанные леса восточной Европы, где повсюду редок, включен в Красные книги Балтийского региона и многих европейских стран. Северо-восточная граница гнездового ареала проходит по западу Ленинградской области, где в 1970–80-е гг. отдельные пары отмечались в гнездовой период в Кингисеппском и Сланцевском районах (Мальчевский, Пукинский, 1983а), однако в последние десятилетия на территории области этот вид регистрируется только во внегнездовой период (Красная книга природы Ленинградской области, 2002).

дорлик встречен у южного побережья оз. Нюк (Зимин и др., 1993). В 70-е годы вид зарегистрирован однажды в конце августа на севере Архангельской обл. в низовьях р. Онеги (Корнеева и др., 1984). Для центральной и южной Карелии до недавнего времени были известны лишь немногочисленные летние и осенние встречи (Зимин и др., 1993).

В 1980-е и последующие годы большой подорлик регистрировался в качестве очень редкого гнездящегося вида и почти исключительно в пределах среднетаежной и южнотаежной подзон Карелии и соседних регионов (рис. 15). В Ленинградской области в 70-е годы гнезилось 18–20 пар, в 1990-е годы – около 10 пар большого подорлика, в настоящее время – не более 7–10 пар (Мальчевский, Пукинский, 1983а; Пчелинцев, 2001, Красная книга природы Ленинградской области, 2002).

Современная численность большого подорлика в Карелии оценивается в 7–8 пар. Большинство встреч в гнездовое время приурочено к бассейну р. Шуя, отличающейся сильной степенью заболоченности водосбора и высокой представленностью на нем обширных открытых болотных массивов; здесь предполагается гнездование примерно 5 пар большого подорлика. На левобережье р. Шуя, в Падозерском лесничестве к западу от г. Петрозаводска, 5 августа 1988 г. встречен выводок большого подорлика: две молодые подлетывающие птицы держались на опушке большого частично осушенного болота переходного типа.

В Карелии до 1990 г. известна всего 1 регистрация малого подорлика – 30 августа 1943 г. экземпляр этого вида был добыт в Олонецком районе у п. Нурмолицы (Зимин и др., 1993). В последнее десятилетие этих птиц неоднократно отмечали весной на полях в окрестностях г. Олонца: 2 птицы встречены в начале мая 1996 г., по одной особи зарегистрировано в 2000 г. (21 и 23 мая), в 2004 г. (7 мая) и в 2006 г. (3 и 8 мая).

Беркут – *Aquila chrysaetos* (L.). Редкий, гнездящийся на территории Карелии вид. Несмотря на обширный ареал, охватывающий Евразию, Северную Америку и северную Африку, этот вид всюду редок и включен в Красные книги многих стран мира. Беркут – типичный представитель фауны гор северной Палеарктики, изначально он связан с предгорными степями и полуоткрытыми горно-лесными ландшафтами, откуда широко расселился в равнинные таежные регионы. Будучи эвритопным, беркут одновременно нуждается в наличии обширных открытых пространств на своих охотничьих участках. В условиях равнинной тайги это сильно заболоченные местности с лесоболотными комплексами, побережья крупных водоемов с полуоткрытыми стациями, а также обширные вырубki и гари. Кроме того, при сооружении гнезд беркуту необходимы крупномерные деревья с мощно развитой кроной и уплощенной вершиной, чем объясняется его тяготение к высокоствольным старовозрастным лесным массивам.

В условиях Карелии и сопредельных регионов в настоящее время отмечается отчетливая концентрация беркутов на гнездовании в окрестностях самых крупных особо охраняемых природных территорий (ООПТ) – это заповедник Костомукшский, национальные парки Паанаярви, Калевальский и Водлозерский, Кожозерский природный парк, Олонецкий федеральный зоологический заказник и др. Здесь благоприятным образом сочетается несколько факторов: по периферии этих ООПТ сейчас ведутся активные лесозаготовки и сформировался обширный фонд свежих вырубok, а в старовозрастных лесах охраняемых территорий беркут находит защиту от прямого преследования человеком и воздействия фактора беспокойства, оптимальные условия для размещения своих массивных гнезд. В будущем данная тенденция «переселения» птиц на ООПТ несомненно усилится, по мере истощения запасов спелых хвойных лесов на интенсивно вырубаемых лесных площадях.

Современная численность беркута в Карелии оценивается в 36 пар, из них в северо-таежной подзоне обитает 21 пара, в среднетаежной – 15 пар (рис. 15). В национальном парке Паанаярви гнездится 5 пар беркутов (плотность 0,5 пар на 100 км² угодий). В национальном парке Водлозерский и граничащем с ним Кожозерском природном парке, расположенным на территории Карелии и запада Архангельской области, на площади 6700 км² обитает 11 пар беркутов (Сазонов, 2005). В целом, на территории Водлозерско-Кожозерского резервата и в его ближайших окрестностях, насчитывается около 15 пар птиц (плотность 0,2 пар на 100 км²).

За все годы в Карелии и на западе Архангельской области обнаружено 22 жилых гнезда беркута, 11 из них размещались на соснах (два на сухостойных деревьях) и 11 – на верхних и средних площадках триангуляционных вышек (три из них упали вместе с вышками за период 1998–2005 гг.).

Находки гнезд беркута на вышках триангуляционных пунктов известны и в других таежных регионах, например в бассейне р. Печоры и Северном Приуралье (Нейфельд, 1989). Повышенная частота заселения таких вышек отличает беркута от других хищных птиц. Данный способ гнездования, с одной стороны, является следствием дефицита старых крупномерных деревьев с развитой кроной на пройденных рубками лесных площадях, а с другой – отражает особое предпочтение беркутом триангуляционных вышек, которые располагаются на водоразделах и на господствующих высотах и обеспечивают птицам хороший обзор и контроль окружающей местности. Прекращение использования вышек, привело к обветшанию и обрушению большинства из них, это лишает беркута удобных мест гнездования и становится еще одной из причин, вынуждающих птиц переселяться с вырубленных площадей в старовозрастные лесные массивы, сохранившиеся преимущественно в пределах ООПТ.

Ход размножения беркута на юге Карелии и на прилегающей территории Ленинградской области проконтролирован нами наблюдениями за 2 гнездами. Первое было найдено В. Н. Игнатьевым в 1995 г. в Олонецком районе Карелии в верховьях р. Кукас, второе в 2000 г. обнаружили

В. И. Головань, А. В. Кондратьев и В. Г. Пчелинцев (2000) в 16 км от первого, в северной части Нижнее-Свирского заповедника (Ленинградская обл.). В период с 1996 по 2004 гг. первое гнездо проверено 5 раз, второе – 4 раза. Второе гнездо в один из сезонов птицы не заселили. В годы успешного размножения из каждого гнезда вылетали 1 или 2 птенца. Итоговая продуктивность размножения составила 1,5 слетка на успешную попытку гнездования.

Суммарная численность беркута на Северо-Западе России оценивается примерно в 60 пар: в Карелии обитает около 36 пар, на западе Архангельской области, включая бассейн р. Онега и Онежский полуостров, – около 10 пар, в Мурманской области – не менее 10 пар, в Ленинградской области – около 5 пар (Красная книга природы Ленинградской области, 2002; Красная книга Мурманской области, 2003; Сазонов, 2004). Самой крупной на Северо-Западе России является гнездовая группировка беркута Водлозерско-Кожозерского резервата и его ближайших окрестностей, численностью около 15 пар, что составляет около четверти поголовья вида в регионе.

Змееяд – *Circaetus gallicus* (Gm.). Очень редкий, возможно гнездящийся на территории Карелии вид. Включен в Красные книги Балтийского региона и ряда европейских стран. Представитель орнитокомплекса европейских широколиственных лесов. Северная граница ареала проходит по территории Ленинградской области, где последний случай гнездования птиц этого вида зарегистрирован в 1961 г. (Мальчевский, Пукинский, 1983а). Нерегулярно регистрируется в юго-восточном Приладожье, которое является самым северным пунктом встреч вида в европейской части России.

В Карелии регистрации змееяда в весенне-летний период приурочены преимущественно к территории Олонецкого федерального зоологического заказника и к его ближайшим окрестностям. Во второй половине апреля 1975 г. одна птица трижды отмечена на окраине Сегежского болота у границы с Ленинградской областью (Зимин и др., 1993). В середине июня 1996 г. одиночная особь, предположительно отнесенная к данному виду, встречена С. В. Сазоновым на лесном острове среди Сегежского болота, возле свежего гнезда крупной хищной птицы, расположенного на сосне.

В июне-июле 1997–1999 гг. в окрестностях д. Сармяги и болота Чупо-Суо, В. Б. Зиминым зарегистрировано несколько встреч одиночных особей и пары змееядов. Причем одна из птиц отмечена с добычей – змеей в лапах, летящей в южном направлении к болоту Верхнеропадское. Еще одна встреча зарегистрирована в Олонецком районе в апреле 2004 г.

Судя по всему, одна пара змееядов гнездится в районе Олонецкого федерального зоологического заказника в окрестностях д. Сармяги, по крайней мере, в отдельные сезоны с жарким и сухим летом. Следует также учесть, что юго-восточное Приладожье, наряду с Заонежским полуостровом, является одним из немногих районов Карелии, для которых характерны повышенные показатели плотности населения рептилий.

Степной лунь – *Circus macrourus* (Gm.). Редкий залетный для территории Карелии вид, вероятно, в южных районах эпизодически гнездится. Занесен в Красный список МСОП. Представитель фауны полуаридных территорий, выходец из засушливых степей юго-западной Азии. Северная граница гнездового ареала в европейской части России проходит по 55° с.ш. (Степанян, 2003). Данный вид характеризуется аperiodическими выселениями на северные равнины Восточной и Западной Европы, включая таежную зону (Формозов, 1959). В Ленинградской области эпизодически отмечался на гнездовье в конце XIX – середине XX веков – 1897, 1913, 1935, 1952–1953 гг. (Мальчевский, Пукинский, 1983а). Летом 1931 г. степной лунь добыт у ст. Тундра в 40 км к югу от г. Архангельска (Паровщиков, 1941).

В Карелии появление степного луня отмечено с 1995 г. на территории Олонецкой равнины. Здесь предполагается гнездование данного вида, по крайней мере, в отдельные годы (Зимин и др., 1997). Об этом свидетельствуют встречи пар этих птиц в гнездовой период, токовое и тревожное поведение птиц. Так, по-видимому, степные луни гнездились в окрестностях д. Сармяги в 1995 г. В мае 1995 г. три самца и три самки регистрировались здесь неоднократно, а на окраине осушенной части болотного массива несколько раз наблюдали токовые полеты самца. В последующие годы эти птицы встречались весной на полях в окрестностях г. Олонца нерегулярно, и их численность сильно варьировала по годам. В 1997 г. было зарегистрировано 8 встреч, в 1998 г. – 12, в 1999 – 1, в 2000 г. – 3, в 2001 г. – 8, в 2004 г. – 3, в 2005 – 1, в 2008 – 1 и в 2009 – 3 встречи. В 2002, 2003, 2006, 2007 гг. этих птиц здесь не отмечали.

В начале мая 1999 г. и в апреле 2002 г. одиночные самцы степного луня встречены на Шуйских полях под Петрозаводском, а в период наблюдений весенней миграции птиц в 2005–2008 гг. данный вид здесь отсутствовал.

Кречет – *Falco gyrfalco* (L.). Очень редкий пролетный вид. Охраняется на всем пространстве области распространения, включен в Красные книги Балтийского региона, Восточной Фенноскандии и многих стран мира. Горно-тундровый вид, представитель арктической фауны, имеющий циркумполярный ареал. Ближайшие к Карелии места гнездования расположены в полосе тундр на полуострове Канин и на Кольском полуострове – в горной части Лапландии и на сопках побережья Баренцева моря (Западный Мурман). Единственный район, где вид был обнаружен в пределах Карелии – это побережье Белого моря: 23 апреля 1954 г. кречет отмечен возле о. Великий, а в сентябре – начале октября 1958 г. одна птица держалась в окрестностях п. Вирьма (Бианки, 1960; Зимин и др., 1993). Наиболее ранняя встреча кречета на послегнездовых кочевках в Архангельской области – 25 июля: молодая особь добыта у с. Холмогоры в начале 1950-ых годов (Дементьев, 1951). В период миграций и зимовки не ежегодно встречается на территории Ленинградской области (Носков и др., 1981; Красная книга природы Ленинградской области, 2002).

По материалам наблюдений 1981–1988 гг., кречет указывался для архангельского бассейна р. Илексы в качестве очень редкого вида на осеннем пролете, где встречался не ежегодно (Борщевский, 1991). В последующие годы в Водлозерско-Кожозерском резервате этот вид не регистрировался.

Сапсан – *Falco peregrinus* Tunst. Очень редкий гнездящийся вид. Распространен практически по всему Земному шару, однако повсюду очень редок. Включен в Красные книги Балтийского региона, Восточной Фенноскандии и многих стран мира. Принадлежит к экологической группе эвритопных птиц, для которых характерен широкий спектр занимаемых местообитаний. На Севере сапсан гнездится главным образом в зональных тундрах и горнотаежных регионах. В условиях равнинной тайги вид приурочен к сильно заболоченным местностям и морским побережьям и архипелагам. Появление обширных вырубок влечет за собой увеличение площадей охотничьих угодий для сапсана и способствует его проникновению вглубь сплошных массивов водораздельной тайги. В северотаежной подзоне на свежих и зарастающих вырубках заметно возрастает численность белой куропатки – основного объекта добычи сапсана вне побережий водоемов. Повсеместно на свежих лесосеках, особенно на месте заболоченных лесов, на период от 3–5 до 10 лет и более (вплоть до смыкания древесного полога), увеличивается плотность населения целого ряда гнездящихся куликов – большой улит, фи-фи, черныш, бекас, средний кроншнеп и другие, что также расширяет кормовую базу сапсана.

На протяжении 1987–1990 гг. и в 2009 г. две-три пары сапсанов, по-видимому, гнездились в окрестностях заповедника Костомукшский, вокруг которого ведутся интенсивные лесозаготовки. В 1998–1999 гг. отмечено появление 1–2 пар сапсанов на территории планируемого национального парка Калевальский. Вплотную к нему за последние годы также подступили обширные свежие вырубки (Сазонов, 1997; Сазонов и др., 1998). В 1992–1995 гг. пара птиц зарегистрирована в карельской части Водлозерского парка, в ближайших окрестностях которого в истекшие 15 лет активно вырубаются леса.

В середине августа 2004 г. взрослая и молодая особи сапсана отмечены у п. Шелтозеро. Возможно, и здесь пара птиц гнездилась поблизости или на Ивинском разливе, где сапсан регистрировался и ранее (Ключевые орнитологические территории России, 2000). В начале июля 2009 г. охотящийся сапсан встречен в Муезерском районе, близ крупного массива свежих вырубок в среднем течении р. Мурдойоки.

За период 1994–2009 гг. несколько участились встречи с сапсаном и в южной Карелии. С 1997 г. одиночные птицы, охотящиеся на уток и голубей, ежегодно отмечаются на пролете в течение апреля – мая на Олонецких полях. Кроме того, в последние десятилетия известно несколько весенних и осенних регистраций сапсанов в разных частях Республики – в пос. Салми, д. Каскеснаволоке, в заповеднике Кивач, в окрестностях пос. Толвуя, на Шуйских полях и в черте г. Петрозаводска. На полях в окрестностях пос. Шуя охотящиеся за сизыми голубями сапсаны отмечены в октябре и ноябре 2000 г. и в апреле и мае 2002 г. В сезон 2003 г. пара сапсанов, по-видимому, гнездилась в низовьях р. Шуи: птиц дважды отмечали здесь в апреле и июне, в том числе 6 июня встречена летящая птица с добычей (ошипанный голубь). Охотящихся на голубей и ворон сапсанов несколько раз регистрировали на территории г. Петрозаводска весной и осенью 2004–2010 гг.

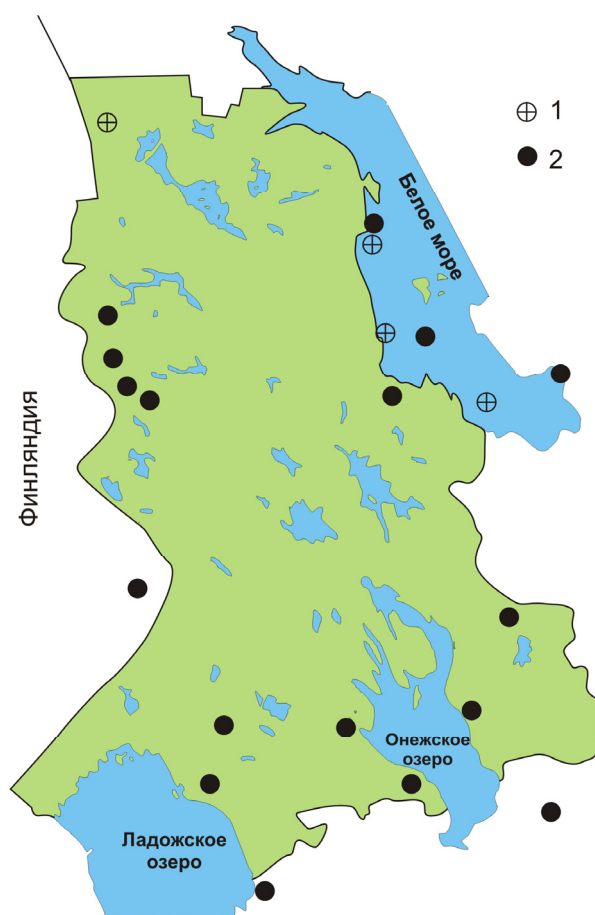


Рис. 16. Встречи сапсана в гнездовой период в Карелии и на сопредельных территориях:
1 – регистрации в гнездовой период до 1970 г.,
2 – то же по современным данным

ской части ареала. В 1995–2000 г. он обнаружен на гнездовье в бассейне р. Онеги, на оз. Лаче и р. Кена (Бутьев и др., 1999, Хохлова и др., 2009).

В 1999 г. гнездо кулика-сороки найдено на острове Малый Леликовский на Онежском озере, ранее в сезоны 1997–1998 гг. эти птицы также держались здесь и, по-видимому, гнездились (Хохлова, Артемьев, 2000). Во второй половине 90-ых годов кулик-сорока начал гнездиться в приустьевой части р. Водла (устное сообщение А. В. Сухова). Летом в 1998–1999 гг. вид встречен на оз. Тубозеро (Пудожский район) и на побережье р. Свирь в окрестностях г. Вознесенье.

В 1983–1989 гг. кулик-сорока ежегодно регистрировался на весеннем пролете на Шуйских полях под Петрозаводском. Здесь он, возможно, гнезвился с 1995 г., в 1998–2000 г. на пастбищных лугах в пойме р. Шуя отмечались 1–2 тревожащиеся пары куликов-сорок, а в 2006 и 2007 гг. на полях поблизости от реки были найдены по 2 гнезда этих птиц (рис. 17).

В 2002 г. кулик-сорока впервые загнезвился на территории заповедника Кивач на одном из островов на оз. Сундозеро, и, судя по поведению, птицы продолжали гнездиться здесь в течение двух последующих лет (Яковлева, 2006). В последние годы кулики сороки парами и по одиночке регулярно встречаются весной в Олонецком районе на побережье Ладожского озера и на полях вдоль р. Олонка. Судя по редким летним встречам, в отдельные годы эти птицы могут здесь гнездиться.

Изолированная гнездовая группировка кулика-сороки существует на архипелагах северо-западной глубоководной части Ладожского озера (Западный и Валаамский архипелаги, внешние острова шхер). За 1995–2000 гг. это поселение увеличилось в численности с 10–15 до 20–30 пар. Данная группи-

Современная численность сапсана в Карелии оценивается в 8–10 пар, из них 3–4 пары обитают на юге и 5–6 пар – на севере Республики (рис. 16). За последние 50 лет популяция сапсана резко сократилась, особенно это заметно в Прибеломорье, где вид встречался в 1950-ые годы на пролете и гнездовании гораздо чаще, чем в настоящее время (Зимин и др., 1993; Сазонов, 2004). В карельском секторе Белого моря в последние годы гнездятся не более 2–3 пар сапсанов.

Кулик-сорока – *Haematopus ostralegus*. Область распространения вида охватывает острова и побережья морей и океанов многих районов Земного шара и ряд внутриконтинентальных областей Евразии. Представители номинального подвида, занесенного в Красную книгу Балтийского региона, в Карелии обычны на гнездовании на Белом море, где в границах Республики обитает около 700–800 пар, а в целом с учетом птиц, населяющих Кandalakshsky залив и архангельскую часть Онежского залива – насчитывается около 1800–2000 пар кулика-сороки (Бианки, 1963, 1967; Черенков, Семашко, 1992; Сазонов, 2004).

В Красную книгу России занесен материковый подвид кулика-сороки *H. ostralegus longipes*, населяющий центр и юг европейской части страны, а также Западную и Среднюю Сибирь. В последние десятилетия наблюдается расширение области гнездования и увеличение численности этого подвида в европей-

ровка, возможно, формируется за счет притока особей с Финского залива, и систематический статус этих птиц требует уточнения.

Вся материковая популяция куликов-сорок в Карелии оценивается примерно в 30–50 пар, в том числе в бассейне Онежского оз. обитает около 10–15 пар, и 20–30 пар гнездится на островах Ладожского озера. Птицы, гнездящиеся на побережье и островах внутренних водоемов, попадают под выстрел гораздо чаще, чем их сородичи, обитающие на мало-посещаемых архипелагах Белого моря. Необходима пропаганда охраны материковой популяции кулика-сороки, так как прямое преследование со стороны человека – это главное препятствие для его расселения по внутренним водоемам Республики.

Малая крачка – *Sterna albifrons* (Pall.). Редкий залетный для территории Карелии вид. Занесен в Красную книгу Балтийского региона. Спорадично распространен почти по всему Земному шару, гнездование приурочено к морским побережьям, реже обитает на озерах и в долинах крупных рек. В Европе на север доходит до 60° с.ш. Ближайшие к Карелии места гнездования малой крачки расположены на территории Ленинградской области на Березовых островах Финского залива (Мальчевский, Пукинский, 1983). Кроме того, в 70-ые годы несколько пар, вероятно, гнездились в устье р. Свирь (Носков и др., 1981). На водоемы Карелии малая крачка изредка залетает в весенне-летние месяцы. Одиночные особи этого вида отмечены в июне 1982 г. и 1984 г. в Кандалакшском заливе Белого моря у мыса Титков (Коханов, 1987). 24 мая 1988 г. двух птиц наблюдали на оз. Логмозере под Петрозаводском. Одна особь была встречена 14 июня 1989 г. на р. Водла возле г. Пудож.

Чеграва – *Sterna caspia* (Pall.). Занесена в Красные книги Балтийского региона и Восточной Финноскандии. Спорадично распространена по многим районам Земного шара, в России основные места гнездования расположены в южных областях страны, северная граница ареала в нашем регионе проходит по территории Ленинградской области, югу Финляндии и Карелии. Наиболее северное поселение чегравы обнаружено в 1986 г. на Валаамском архипелаге Ладожского озера (Медведев, Сазонов, 1994). Численность ладожской группировки составляет около 40 пар. За последние 15 лет она увеличилась вдвое, произошло перераспределение гнездового населения – с архипелага большинство чеграв переместилось в шхерный район северного Приладожья.

Филин – *Bubo bubo* (L.). Очень редкий, гнездящийся на территории Карелии вид. Занесен в Красные книги Балтийского региона, Восточной Финноскандии и многих европейских государств. Представитель лесной палеарктической фауны, ареал охватывает Евразию и Северную Африку. Принадлежит к экологической группе эвритопных птиц, населяющих широкий спектр местообитаний. На юге ареала филин гнездится в колках и оврагах среди почти безлесных открытых пространств предгорий и равнинных степей. В европейской тайге идет на север выше Полярного Круга до Кандалакши и южного берега р. Имандры. Из-за прямого преследования человеком филин вынужден гнездиться в глухих лесных местностях вдали от человеческого жилья. Одно из уязвимых мест в биологии филина – это гнездование открыто на земле, чаще на крутых склонах приречных террас или в нишах на скаль-

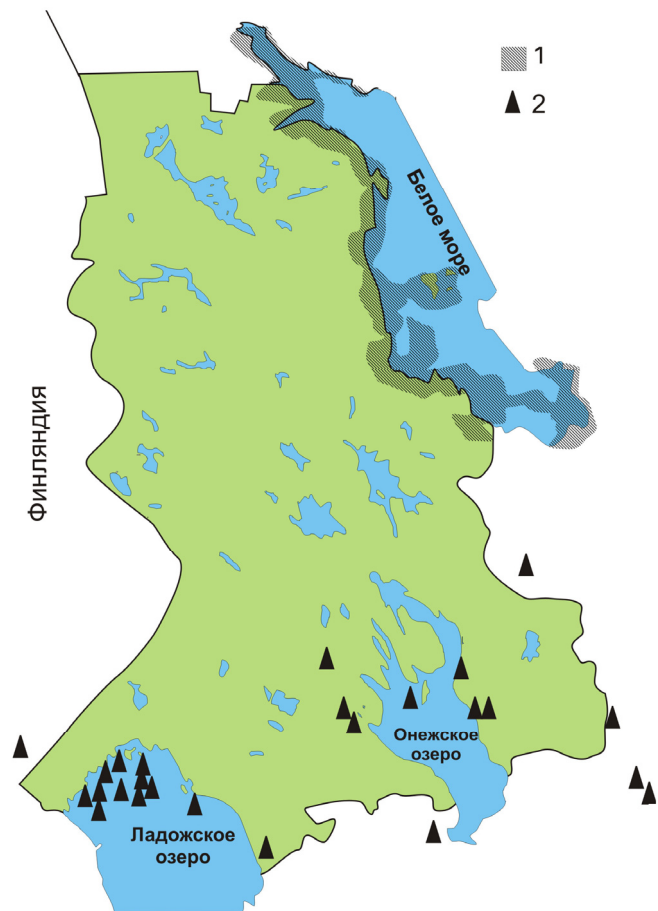


Рис. 17. Распределение кулика-сороки в Карелии и на сопредельных территориях: 1 – беломорская популяция, 2 – встречи в гнездовой период на материковых водоемах

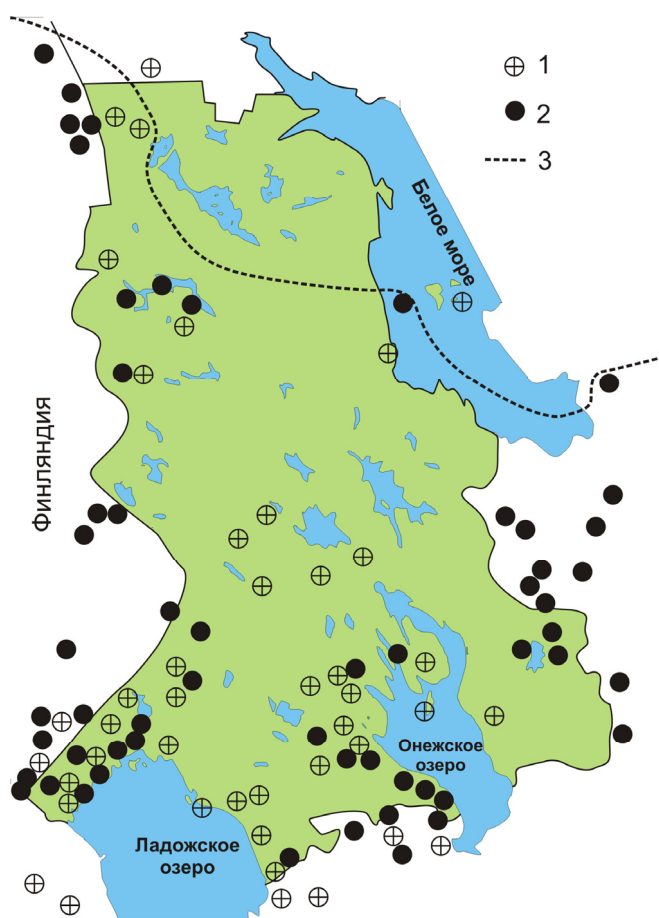


Рис. 18. Встречи филина в гнездовой период в Карелии и на сопредельных территориях:

- 1 – регистрации в гнездовой период до 1970 г.,
- 2 – то же по современным данным,
- 3 – северная граница сплошного гнездового ареала

Современная численность филина в Карелии оценивается в 30 пар: в северотаежной подзоне гнездится 3–4 пары (бассейн озера Куйто) и около 25 пар гнездится в среднетаежной подзоне. Значительная часть населения этого вида (не менее 10–12 пар) сосредоточена в северо-западном Приладожье. Эта гнездовая группировка существует, очевидно, за счет притока особей из Финляндии, однако и в данном районе плотность населения филина не превышает 0,2 пар на 100 км² угодий.

В регионе Водлозерско-Кожозерского таежного резервата обитает естественная группировка филина насчитывающая около 11–13 пар, основу рациона этих птиц составляют заяц-беляк, тетеревиные птицы, белка, водяная полевка, мелкие мышевидные грызуны и насекомоядные (полевки темная, экономка, рыжая, красно-серая и красная, лесной лемминг, обыкновенная бурозубка и другие) (Севастьянов, 1963; Естафьев, Нейфельд, 1999).

Серый сорокопут – *Lanius excubitor* (L.). Редкий гнездящийся на территории Карелии вид. Занесен в Красные книги Балтийского региона и Восточной Фенноскандии. В Красную книгу России занесен номинальный подвид серого сорокопута *L. excubitor excubitor*, населяющий север и среднюю полосу европейской части России и Западной Сибири. Оптимум ареала расположен в лесотундре и южной кустарниковой тундре. На большей части таежной зоны серый сорокопут ведет себя как ярко выраженный номадный вид и появляется на гнездовые эпизодически, в годы массовых вспышек размножения мышевидных грызунов. Однако и в этом случае он определенно избегает участков коренной тайги, гнездится на зарастающих вырубках, на приозерных лугах с ивняком, в

ных и глинистых обрывах, невысоко над землей. Кроме того, динамика естественных популяций филина, гнездящихся в центральных и восточных районах Карелии, в Архангельской области и в Республике Коми, во многом зависит от численности его основных жертв в природе – зайца-беляка, тетеревиных птиц, белки и мышевидных грызунов.

Население филина в лесных областях России сильно пострадало из-за неумеренного отстрела в ходе кампании по борьбе с хищными птицами в 1960-е годы. Но особенно резко сократилась численность филина в последние два десятилетия XX века. В Карелии в 1901–1950 гг. было известно более 40 участков обитания филина, в 1976–1990 гг. их число уменьшилось до 8–10 (в северотаежной подзоне до 0–2) (рис. 18). В 1995–2005 гг. число выявленных территориальных пар возросло до 20, из них на севере – до 3–4 пар (Сазонов, 2004).

В Финляндии популяция филина сократилась в 1950–1960-е годы до 500 пар. С 1966 г. вид в этой стране стали охранять, и к настоящему времени численность его увеличилась до 2500 пар, а плотность населения в западных районах составляет свыше 2 пар на 100 км² (Saurola, 1985; Koskimies, 1993). Финская популяция филина адаптировалась к обитанию в антропогенных ландшафтах: птицы часто поселяются вблизи вырубок и сельскохозяйственных угодий, а также возле крупных мусорных свалок с обилием крыс и других синантропных грызунов (Saurola, 1985).

куртинах мелколесья поблизости от сельскохозяйственных, а также нередко по окраинам болотных массивов. Сравнительно стабильно гнездование серого сорокопута в трех самых северных районах Карелии (рис. 19). Наиболее регулярно вид встречается в местностях бассейна Панаярви с урочищами «тунтури» и субальпийскими березово-еловыми криволесьями, на побережье и островах Кандалакшского залива с редкостойными и низкорослыми угнетенными древостоями, то есть в местообитаниях, сходных по своим экологическим условиям со станциями лесотундры.

Годами повышенной встречаемости серого сорокопута на юге Карелии были 1972, 1977, 1978, 1982, 1984, 1986, 1989, 1994, 1997, 1999, 2004, 2006 гг. По особенностям выбора местообитаний, очень близок к серому сорокопуту другой номадный вид – ястребиная сова. Поэтому в южной Карелии они гнездятся в годы обилия мелких грызунов и зачастую селятся бок о бок друг с другом. В 1880 г. серый сорокопут и ястребиная сова гнездились на юге современного Суоярвского района от Кайтаярви до Суйстамо, в 1943 г. – у г. Пиндуши под Медвежьегорском и в окрестностях д. Сармяги в юго-восточном Приладожье, в 1986 г. – снова возле д. Сармяги, в 2000 г. – от западного побережья оз. Сегозера до оз. Маслозеро (Зимин и др., 1993; Сазонов, 2004; Schulman, 1882; Artimo, 1944; Paatela, 1947).

Подъемы численности серого сорокопута в северотаежной подзоне республики отмечались в 1973, 1975, 1988, 1989, 1991, 1992, 1997, 2000, 2009 гг. (Зимин и др., 1993; Сазонов, 1997, 2004).

Современная численность серого сорокопута в Карелии оценивается в 250–500 пар. В северотаежной подзоне гнездится около 200–400, в среднетаежной – 30–100 пар. Плотность населения на севере достигает 0,5–1 пар, реже 2–3 пар на 100 км². Так как пики численности вида повторяются с периодичностью один раз в 3–5 лет, то средняя плотность населения составляет 0,2–0,4 пар на 100 км². Плотность гнездования на юге – менее 0,1 пар на 100 км², а с учетом размножения – не чаще один раз в 5–7 лет – она гораздо меньше (менее 0,05 пар).

Белая лазоревка – *Parus cyanus* (Pall.). Редкий залетный для территории Карелии вид. В Красную книгу России занесен европейский подвид *P. cyanus cyanus*, населяющий среднюю полосу европейской части страны. Северная граница гнездового ареала этого подвида доходит до 58° с.ш. (Степанян, 2003). На Северо-Западе России белая лазоревка изредка появляется осенью и зимой на кочевках, на территории Ленинградской области зарегистрирован единственный случай гнездования – в южном Приладожье (Мальчевский, Пукинский, 1983б; Красная книга природы Ленинградской области, 2002). На севере Ленинградской области в 1975–1979 гг. этот вид неоднократно отмечали осенью и зимой на стационаре Гумбарицы, наиболее интенсивная инвазия птиц (более 20 особей за сезон) зарегистрирована там осенью 1976 года (Зимин и др., 1993).

В Карелии белая лазоревка отмечена 22 октября 1954 г. в Прибеломорье у п. Нюхча. В Олонецком районе на орнитологическом стационаре Маячино три молодых птицы были отловлены осенью 1987 г. и еще одна – осенью 2008 г.

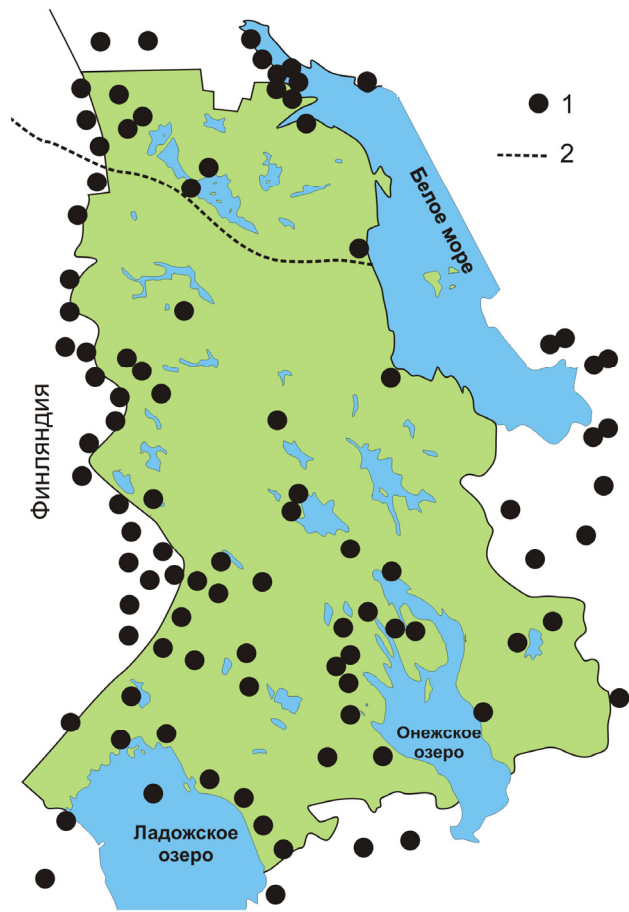


Рис. 19. Размещение серого сорокопута в Карелии и на сопредельных территориях:

1 – встречи в гнездовой период, 2 – южная граница сравнительно стабильного гнездования

ЛИТЕРАТУРА

- Бианки В. В. Пролет птиц в окрестностях с. Вирьмы осенью 1958 г. // Труды Кандалакшского гос. заповедника. 1960. Вып. 3. С. 175–190.
- Бианки В. В. Численность и размещение массовых морских птиц в западной части Белого моря // Проблемы использования промысл. ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. М.; Л., 1963. С. 161–167.
- Бианки В. В. Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива // Труды Кандалакшского гос. заповедника. 1967. Вып. 6. С. 1–364.
- Борщевский В. Г. Предварительные данные по фауне наземных позвоночных бассейна р. Илексы // Экол.-экон. основы гос. природного национального парка «Водлозерский». М., 1991. Рукопись отчета. Архив НП «Водлозерский». С. 124–154.
- Бутьев В. Т., Редькин Я. А., Шитиков Д. А. О распространении и численности некоторых видов птиц в Архангельской области // Рус. орнитол. журн. Экспресс – вып. 1999. 8 (82): 18–23.
- Ганусевич С. А. Хищные птицы Кольского полуострова // Орнитология. Изд. МГУ, 1988. Вып. 23. С. 73–80.
- Головань В. И., Кондратьев А. В., Пчелинцев В. Г. Новая находка гнезда беркута *Aquila chrysaetos* в Ленинградской области // Рус. орнитол. журн. Экспресс – вып. 2000. 9 (110): 8–9.
- Дементьев Г. П. Отряд Хищные птицы // Птицы Советского Союза (ред. Дементьев Г. П., Гладков Н. А.). М., 1951. Т. 1.
- Зимин В. Б., Сазонов С. В., Лапшин Н. В. и др. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск, Карельский НЦ РАН, 1993. 220 с.
- Зимин В. Б., Ламми Э., Хейсканен И., Рейникайнен К. Степной лунь *Circus macrourus* в Карелии // Рус. орнитол. журн. Экспресс – вып. 1997. 6 (19): 20–22.
- Зимин В. Б., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Тюлин А. Р. Олонецкие весенние скопления птиц: общая характеристика: гуси. М.: Наука, 2007. 299 с.
- Иванчев В. П. (ред.) 2001. Птицы заповедников и национальных парков Средней Волги // Труды Окского гос. заповедника. Вып. 22. Рязань. 192 с.
- Ключевые орнитологические территории России. Т. 1. Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России. М., 2000. 702 с.
- Корнеева Т. М., Быков А. В., Речан С. П. Наземные позвоночные низовьев р. Онеги. М., Наука, 1984. 89 с.
- Коханов В. Д. Дополнения к орнитофауне Карелии // Рус. орнитол. журн. Экспресс – вып. 1999. 8 (58): 3–8.
- Красная книга Мурманской области, 2003. 400 с.
- Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные. СПб., Мир и семья, 2002. 480 с.
- Красная Книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск, Карелия. 368 с.
- Красная Книга Российской Федерации. Животные. 2001. АСТ. 862 с.
- Кузнецов А. В., Немцев В. В. Основные тенденции изменения фауны и численности хищных птиц Дарвинского заповедника за шестидесятилетний период его сосуществования // Многолетняя динамика популяции животных и растений на ООПТ и сопредельных территориях по материалам стац. и тематич. наблюдений. Череповец, 2005. С. 58–61.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Л., Изд. ЛГУ, 1983а. Т. 1. 480 с.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Л., Изд. ЛГУ, 1983б. Т. 2. 504 с.
- Медведев Н. В., Сазонов С. В. Водные и околотовные птицы Валаамского и Западного архипелагов Ладожского озера // Рус. орнитол. журн. 1994. Т. 3. Вып. 1: 71–81.
- Меньшиков А. Г. Миграции и статус гусей и лебедей на территории Удмуртии // Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных птиц Северной Евразии. Тез. докл. Международного симпозиума 23–28 апреля 2003 г. Олонец, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск, 2003. С. 115–116.
- Научное обоснование развития сети особо охраняемых природных территорий в Республике Карелия. (ред. Громцев А. Н.). Петрозаводск, КНЦ РАН, 2009. 112 с.
- Нейфельд Н. Д. Редкие хищные птицы в Северном Предуралье // Экология редких, малоизученных и хозяйственно-важных животных Европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар, Коми филиал АН СССР, 1989. С. 21–28.
- Немцев В. В. Птицы // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна Дарвинского заповедника. М., 1988. С. 29–57.
- Носков Г. А., Зимин В. Б., Резвый С. П. и др. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Л., Изд. ЛГУ, 1981. С. 3–86.

- Паровщиков В. Я. Систематический список птиц г. Архангельска и его окрестностей // Природа и социалистич. хозяйство. М., Изд. ВООП, 1941. Сб. 8. Ч. 3. С. 355–366.
- Плешак Т. В. К орнитофауне Онежского полуострова и Онежского залива // Рус. орнитол. журн. Экспресс – вып. 2000. 9 (112): 17–20.
- Пчелинцев В. Г. Редкие хищные птицы Северо-Запада России и проблемы их охраны // Биоразнообразие Европейского Севера. Тезисы докл. междунар. конф. Петрозаводск, Карельский НЦ РАН, 2001. С. 144–145.
- Рыкова С. Ю., Рыков А. М. Редкие виды животных Пинежского заповедника // Экология редких, малоизученных и хозяйственно важных животных Европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар, Коми филиал АН СССР, 1989. С. 60–66.
- Сазонов С. В. Орнитофауна заповедников и национальных парков северной тайги Восточной Финляндии и ее зоогеографический анализ. Петрозаводск, Карельский НЦ РАН, 1997. 116 с.
- Сазонов С. В., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю. Птицы // Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка «Калевальский». Петрозаводск, Карельский НЦ РАН, 1998. С. 22–26.
- Сазонов С. В., Зимин В. Б., Хёгмандер Й. и др. Новые и редкие виды птиц в составе орнитофауны национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 194–210.
- Сазонов С. В. Орнитофауна тайги Восточной Финляндии: исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования. М., Наука, 2004. 391 с.
- Сазонов С. В. Размещение охраняемых видов птиц на территории Водлозерско-Кожозерского таежного резервата // Структура и динамика природных экосистем и формирование народной культуры на территории национального парка «Водлозерский». Петрозаводск, 2005. С. 61–65.
- Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М. Академкнига, 2003. 808 с.
- Формозов А. Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы ее изучения. М., Изд. АН СССР, 1959. С. 172–194.
- Хёгмандер Й., Поутту П., Густафссон Э. Популяция орлана-белохвоста в карельской части национального парка «Водлозерский» (1995–1997 гг.) // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 211–219.
- Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В. Гнездование кулика-сороки *Haematopus ostralegus* на пресных водоёмах Карелии // Рус. орнитол. журн. Экспресс – вып. 2000. 9 (91): 20–23.
- Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В., Яковлева М. В. Кенозерье – ключевая орнитологическая территория международного значения // Биоразнообразие Европ. Севера. Петрозаводск, Карельский НЦ РАН, 2001. С. 98–99.
- Хохлова Т. Ю., Яковлева М. В., Артемьев А. В. 2009. Птицы Кенозерского национального парка (Неворобьиные – Non Passerine) // Уч. зап. Петрозаводского гос. университета. № 5 (99): 32–47.
- Черенков А. Е., Семашко В. Ю. Чайковые птицы Соловецких островов // Современная орнитология. М., Наука, 1992. С. 184–196.
- Яковлева М. В. Редкие виды птиц в заповеднике «Кивач» // Труды Карельского НЦ РАН. Вып. 10. Природа гос. заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2006. С. 185–192.
- Яковлева М. В. Дополнения к орнитофауне заповедника «Кивач» // Труды гос. природного заповедника «Кивач». Вып. 4. Петрозаводск, 2008. С. 145–146.
- Artimo A. Havaintoja Maasela kannaksen linnustosta vv. 1942–1943 // Ornis Fenn. 1944. N 3. P. 89–96.
- Devos K., Anselin A. Aantallen en verspreiding van kolonievogels en zeldzame broedvogels in Vlaanderen tijdens het seizoen 1994 // Oriolus 63, № 2, 1997. P. 25–40.
- Green M., Allerstam P., Drent R., Ebbsinge B. Dark bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla*, as minimize flight distance during spring migration // Ibis. 2002. 144. P. 106–121.
- Koskimies P. Suomessa pesii 50 miljoonaa lintuparja // Linnut. 1993. 28. N 2. P. 6–15.
- Lehtonen L. *Aquila clanga* Pallas pesivänä Pohjois-Vienassa // Ornis Fennica. 1942. N 4. P. 121–122.
- Leito A. 1996. The status, numbers and distribution of geese (*Anser sp.*, *Branta sp.*) in Estonia // Gibier faune sauvage 13, № 2. P. 367–379.
- Lensink R. 1996. Vreemde vogels in de Nederlandse avifauna: Verleden, heden en wat voor een toekomst // Vogeljaar 44, № 4. P. 145–164.
- Paatela J. Laatokan itärannikon linnustosta // Ornis Fenn. 1947. N 3–4. P. 93–105.
- Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. P. 351
- Saurola P. Finnish birds of prey: status and population changes // Ornis Fennica. 1985. V. 62. N 2. P. 64–72.
- Saurola P. Sääksi – suojelelun ja seuranaan symboli // Linnut. 1990. N 2: 80–86.
- Salminen A. Suomen sorsalinnut. Helsinki, 1983. 255 p.

Schulman H. Ornitologiska iakttagelser under en resa i Östra Karelen sommaren 1880 // Meddel. Soc. Fauna et Flora Fennica. 1882. V. 9. P. 3–38.

Suomalainen P. Havaintoja Oulungan – Paanajärven seudun ja kaakkois Sallan linnustosta // Ornis Fenn. 1952. N 3. P. 88–102.

4.1.4. Общая характеристика миграций птиц Европейского Севера России по данным кольцевания

Большинство ресурсных видов птиц Европейского Севера России дважды в год совершает более или менее дальние сезонные миграции. Через территорию региона проходит давно известный Беломоро-Балтийский миграционный путь. На пути следования, как к местам гнездования, так и зимовкам, птицы образуют многочисленные сезонные скопления, порой очень значительные.

Гнездовые и зимовочные ареалы их охватывают обширные пространства. Так, многие виды Гусеобразных и Ржанкообразных, имеют циркумполярное распространение или же обитают на значительной части Палеарктики. Благодаря склонности птиц ежегодно возвращаться в район предыдущего гнездования, реже в окрестности мест рождения, в пределах ареала вида формируются отдельные популяции, отличающиеся друг от друга по эколого-популяционным параметрам. Разные популяции обычно зимуют в разных точках зимовочного ареала, летят туда разными путями и в разные сроки.

У большинства ближних мигрантов границы гнездовых и зимовочных ареалов перекрываются. Как правило, птицы из северных частей гнездового ареала проводят зиму вблизи северной границы зимовочного ареала, как раз в зоне этого перекрытия, тогда как местные птицы уходят отсюда на зимовки в более южные районы. У ряда видов перелетных птиц существуют различные пути миграции весной и осенью, к тому же со временем они могут изменять или корректировать свой путь в зависимости от конкретных условий сезона, обходя районы с неблагоприятной обстановкой. Это создает благоприятные условия для увеличения контактов и частичному «перемешиванию» птиц разных популяций, особенно у видов, формирующих пары на местах зимовок.

Анализ данных кольцевания (табл. 13) показывает, что большинство птиц Европейского Севера России, как гнездящихся, так и мигрирующих через его территорию, зимует в странах Западной и Центральной Европы и северной Африки (Атлас миграций птиц...1995; Лапшин 1999; Бианки, Бойко, 2002; Зимин и др., 2002). Через Карелию в Европу проходят пути миграции уток и гусей, гнездящихся в тундрах от Мурманской области до Ненецкого национального округа (малый лебедь, белощекая казарка), Тюменской области (шилохвость) и Таймыра (черная казарка). Водоплавающие и околотовные птицы концентрируются вблизи берегов Атлантики (Северное море, Балтийское море), при этом, если одни виды встречаются преимущественно в пределах какой-то определенной территории (малые лебеди – в Великобритании, гуси – в Нидерландах и Германии), то другие – широко разлетаются по всей Европе (кряква, чирок-свистунок). Так, в Карелии охотники добывали чирков-свистунков, окольцованных в Европе от Ирландии до Астраханской области и даже в Западной Сибири (Тюменская обл.).

Юго-западное расположение зимовок (по отношению к гнездовому ареалу) и такое же направление перелетов большинства видов птиц региона, возможно, объясняется историей заселения ими этих областей в послеледниковый период. Ледник отступал с юго-запада на северо-восток, в таком же направлении шло освоение птицами освобождающихся территорий, это соответствует тому, что большинство видов в орнитофауне региона имеют европейские корни. Среди птиц, гнездящихся в Карелии, лишь небольшая группа имеет азиатское происхождение.

Рассредоточению птиц способствует не только большая протяженность области зимовки у отдельных видов, но и другие причины. В частности, отклонения их от генерального направления миграции, что происходит как в результате сбоя внутренней программы, так и под воздействием внешних факторов (неблагоприятные погодные условия, сильные ветра, ранние снегопады и пр.). Отклонения характерны, прежде всего, для молодых птиц, которые могут поддерживать направление, но не корректировать его в случае сноса их в сторону, в отличие от взрослых особей, уже побывавших на месте зимовки.

Таблица 13

Некоторые сведения о зимовке основных ресурсных видов птиц по данным возврата колец, собранных в Карелии

Вид	Место зимовки	Период зимовки
Белолобый гусь (n=140)	Германия Голландия Англия	октябрь – февраль октябрь – начало мая январь – февраль
Гуменник (n=44)	Германия Голландия	октябрь – ноябрь декабрь – май
Белошекая казарка (n=13)	Нидерланды Германия	декабрь – январь март
Черная казарка (n=51)	Нидерланды Англия Германия	апрель – май октябрь – май март – май
Кряква (n=195)	Вся западная Европа от Польши до Великобритании и от Норвегии до Швейцарии	с сентября до мая – зимующие; с июня до августа – линяющие самцы
Шилохвость (n=19)	Нидерланды, Англия, Франция	сентябрь – ноябрь
Чирок-свистунок (n=216)	Западная Европа от Швеции и Финляндии до Румынии, Италии и Швейцарии и от Германии до Сев Ирландии (включая Нидерланды, Бельгию, Данию, Францию, Англию).	сентябрь – апрель
Свиязь (n=25)	Нидерландов, Англии и Франции	сентябрь – март
Хохлатая чернеть (n=40)	Нидерланды, Дания, Германия, Франция, Швеция, Швейцария	ноябрь – апрель
Вальдшнеп (n=11)	Нидерланды, Франция, Англия, Ирландия	сентябрь – февраль
Большой кроншнеп (n=5)	Германия, Нидерланды, Бельгия, Англия	сентябрь – март

В Европейской части России, изобилующей большими площадями водно-болотных угодий, к числу ведущих групп, встречающихся повсеместно и образующих большие сезонные скопления, принадлежат водоплавающие и околоводные птицы.

Весной и осенью территорию региона пересекают сотни тысяч гусей (белолобого и гуменника) и казарок (белошекой и черной), гнездящихся в основном в тундрах Восточной Европы и частично – в Западной Сибири. В предмиграционный и миграционный периоды водоплавающие птицы образуют значительные скопления. Наиболее массовые скопления на Северо-западе России во время весенней миграции образуют Гусеобразные. Такие скопления известны на сельскохозяйственных землях Карелии и Ленинградской обл. (казарки, гуси, в меньшей степени речные утки) (Зимин и др., 2007).

На крупных водоемах – Финском и Выборгском заливах Балтийского моря, вдоль западного побережья Белого моря, на Онежском, Ладожском озёрах и ряде других крупных водоёмов – в период пролета скапливаются многотысячные стаи морских уток. По данным кольцевания, основная масса их зимует в северных приморских районах Западной Европы (Германия, Нидерланды, Англия). Однако известно, что разлет части птиц даже из одной точки гнездового ареала по разным зимовкам может быть очень широким. Например, гуси, помеченные на Таймыре, обнаружены на зимовках от Ирана до Голландии.

Гнездовые пары у гусей формируются на местах зимовок и, как правило, надолго. Весной птицы покидают зимовки в середине февраля – начале марта. На места размножения в тундры они попадают лишь во второй половине мая – начале июня. Таким образом, в пути птицы находятся более 3 месяцев, делая более или менее длительные остановки во многих странах Западной и Восточной Европы. Сначала они перелетают в южные области Восточной Европы (Украина, юг Белоруссии, центральные и южные области России), затем постепенно смещаются в северо-восточном направлении. Осенний пролет гусей идет в сентябре-октябре широким фронтом, а их стаи отдыхают на многочисленных полях и болотах, не образуя больших скоплений. Путь в 2–3 тыс. км от мест предотлетных скоплений, где они накапливают необходимые для совершения миграции энергетические резервы, до области зимовок, птицы преодолевают за несколько дней.

Через изучаемый регион летят **утки** северных популяций, обитающие в таежной зоне и тундрах Европейской России и северных районах Западной Сибири. Суммарная численность уток, летящих Беломоро-Балтийским путем, оценивается в несколько миллионов особей (Delany, Scott, 2002).

Для многих видов, как речных (кряква, свиязь), так и морских уток (турпан, синьга, морянка) очень характерны летние миграции на линьку, в которых участвуют преимущественно самцы и неполовозрелые особи.

Утки, как и гуси, за короткое время способны легко преодолевать очень большие расстояния. За один миграционный бросок они покрывают 500–600 км (скорость полета мигрирующих уток достигает 80 и более км/час (Якоби, 1966)).

В целом область зимовок «наших» уток охватывает все водные угодья Западной Европы от Центральной Балтики до Атлантики, а на юге – бассейны Средиземного и Черного морей вплоть до центральной Африки, в меньшем количестве они зимуют также в бассейне Каспийского моря (Астраханская область).

Кулики, гнездящиеся по берегам водоемов (перевозчик, зуйки), на болотах (бекас, дупель, ржанка, турухтан) в лесах (черныш, вальдшнеп), тундрах (песочники), на сельскохозяйственных угодьях (чибис, большой кроншнеп), весной летят как по одиночке, так и стаями, останавливаясь в тех же местах, что и водоплавающие птицы. Зимовки одних видов находятся в Европе, других – в Африке. Однако о местах зимовок и путях пролета большинства из них известно очень немного. Особенностью куликов является наличие у них летних ночных миграций, которые бывают в июне-июле и не имеют определенной направленности. Кроме того, они отличаются большими масштабами послегнездовой дисперсии.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания / Под ред. Г. А. Носкова и С. П. Резвого. СПб. 1995. 232 с.

Бианки В. В., Бойко Н. С. Кольцевание птиц сотрудниками Кандалакшского заповедника на белом море и по плану Северной орнитологической станции, а также на Баренцевом море // Кольцевание и мечение птиц в России и сопредельных государствах. 1988–1999. М.: 2002. С. 61–71.

Зимин В. Б., Лапшин Н. В., Артемьев А. В., Хохлова Т. Ю. Результаты кольцевания птиц в Карелии // Кольцевание и мечение птиц в России и сопредельных государствах. 1988–1999. М.: 2002. 73–116.

Зимин В. Б., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Тюлин А. Р. Олонецкие весенние скопления птиц. Гуси. М.: Наука. 2007. 299 с.

Лапшин Н. В. Сезонные миграции гусей и казарок в Карелии по данным кольцевания // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии. Междун. Конфер. и выездн. Научн. Сессия отд. Общ. Биол. РАН. Петрозаводск. 1999. С. 88–89.

Якоби В. Э. Морфо-экологические приспособления к скоростному полету у птиц // Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука. С. 64–81.

4.2. МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

4.2.1. Виды индикаторы

Мониторинговые наблюдения за видами-индикаторами таежных экосистем позволяют регистрировать изменение структуры фаунистических комплексов, нарушение биоценотических связей и общие изменения среды обитания, вызванные естественными или антропогенными факторами. В итоге такие исследования формируют основы биоиндикации всех изменений таежной биоты.

Определить (выбрать) индикаторные виды млекопитающих для Европейской тайги весьма непросто, главным образом по причине довольно широкого распространения большинства из них как в пределах бореальных лесов, так и в зонах тундры и смешанных лесов. Именно поэтому были выбраны животные, принадлежащие к фаунистическому комплексу северной тайги. Южные пределы их распространения почти совпадают с границей подзоны и не выходят за пределы таежной зоны. Таковы, среди охотничьих зверей росомаха и лесной северный олень. Именно они наиболее адекватно ответили сокращением численности и области распространения на широкое применение подсечного земледелия в XVIII–XIX веках, а в XX-м на интенсивные рубки леса на больших площадях. Другие виды, обитающие в Европейской тайге, такие как заяц-беляк, лесная куница, бурый

медведь, лось и др., распространены значительно шире и встречаются далеко за пределами этой ландшафтной зоны; они более эврибионтны и не столь «чутко» относятся к антропогенной трансформации среды обитания.

Росомаха – *Gulo gulo* L.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. В минувшем столетии европейская часть ареала росомахи значительно сократилась. В начале XIX века этот хищник обитал почти на всей территории Северной Европы за исключением южных частей Норвегии, Швеции и юго-запада Финляндии; встречался в Эстонии, Латвии, Литве, Польше, Украине, Белоруссии и почти на всей территории северо-западных областей СССР (Гептнер, 1967; Новиков, 1956, 1963; Landa et al., 2000) (рис. 1).

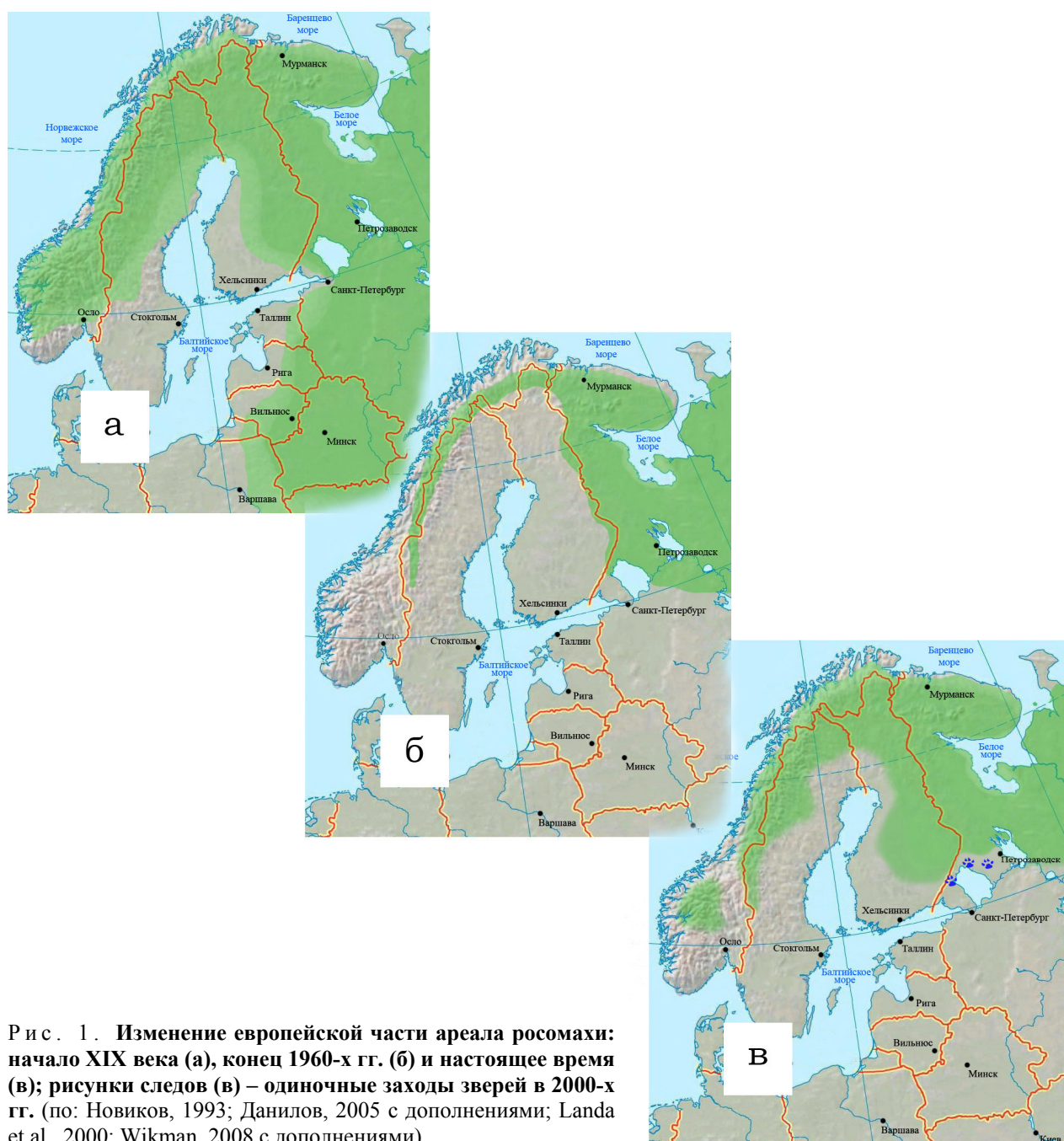


Рис. 1. Изменение европейской части ареала росомахи: начало XIX века (а), конец 1960-х гг. (б) и настоящее время (в); рисунки следов (в) – одиночные заходы зверей в 2000-х гг. (по: Новиков, 1993; Данилов, 2005 с дополнениями; Landa et al., 2000; Wikman, 2008 с дополнениями)

Несколько десятилетий спустя – к 1970-м годам, росомеха исчезла с большей части территории Норвегии и Швеции, в Финляндии ее можно было встретить главным образом на севере и востоке вдоль границы с Карелией. Полностью она исчезла в Прибалтике, Белоруссии, на Украине, значительно сократился ее ареал на Северо-Западе России (рис. 1).

В последние 20 лет в Норвегии, Швеции и Финляндии наблюдается постепенное восстановление ареала и численности вида. Так в Финляндии в 1980-е годы насчитывалось 60–70 (Nyholm, 1996), а в начале 2000-х годов 120 зверей (Landa et al., 2000). В Норвегии сейчас чуть больше 150 животных, а в Швеции немногим меньше 300 особей.

Современная северная граница распространения росомехи в Европейской части России совпадает с береговой линией Белого и Баренцева морей. Известны встречи зверей и на крупных островах Белого моря.

Южная граница ареала еще в 1960-е годы проходила на западе по северным районам Ленинградской обл. (Данилов и др., 1973; Данилов, Туманов, 1976). Однако уже в конце 1970-х годов отмечены только единичные встречи следов росомех на северном и северо-восточном побережье Ладожского озера. В следующие десятилетия в Карельском Приладожье следы хищника наблюдали только в 1984, 1986 и 1988 годах (в последнем всего 5 следов на 2057 км маршрута). Затем более 10 лет следы хищника в южных районах Карелии не встречались. Суммируя приведенные данные, приходится констатировать, что всего за 25–30 лет вид отступил на север на 50–70, а местами на 100 км (рис. 2).

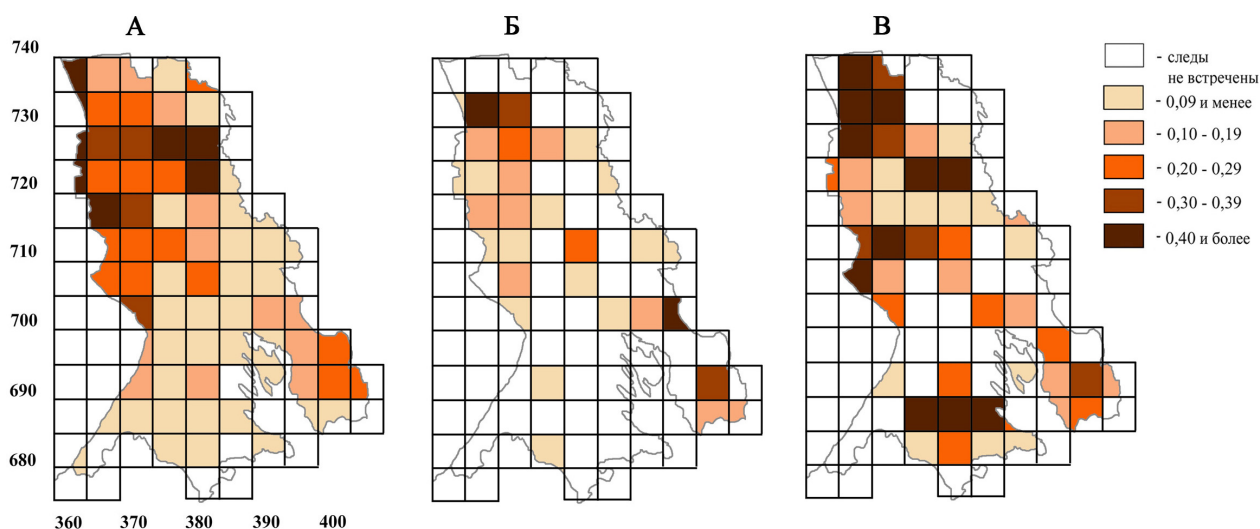


Рис. 2. Численность и распределение росомехи в Карелии: А – среднее за 1990–2010 гг., Б – год наименьшей, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута

В последнее десятилетие следы росомехи регистрируются при проведении зимних маршрутных учетов в Лахденпохском, Прионежском и Сортавальском районах Карелии (рис. 2).

Восточнее Карелии – в Вологодской обл. граница ареала вида проходит несколько южнее. Следы росомехи, по данным Б. В. Новикова (1993) регулярно встречались в конце 1980-х годов в пограничном с Карелией Вытегорском районе. Вместе с тем он же (Б. В. Новиков) пишет, что в Архангельской обл., где росомеха отмечается регулярно, она – «... не посещает обычно только Каргопольский и Коношский р-ны». Это кажется несколько странным, поскольку и в Пудожском р-не Карелии, граничащим с Каргопольским р-ном и в Вытегорском р-не Вологодской обл., расположенным южнее Каргопольского, росомеха в те годы обитала. По данным ЗМУ в 2007–2008 гг. росомеха в Вологодской обл. встречалась в Великоустюжском, Вытегорском, Нюксенском и Тотемском административных районах, общая численность вида – несколько особей.

В самом северном регионе края – Мурманской области росомеха распространена по всей территории, включая тундру, но наибольшая плотность ее населения наблюдается в центральных, вос-

точных и южных районах (рис. 2). Общая численность росомы здесь по разным данным достигает 300 (Новиков, 2006) – 440 (Губарь, 2007) особей.

Обычна росомы в северных районах Карелии – Лоухском, Калевальском, Кемском, Беломорском, реже встречается в центральной части республики. В среднем в подзоне северной тайги относительная численность вида в последнем десятилетии составила – 0,18 (0,10–0,26) следа на 10 км. В подзоне средней тайги относительная численность хищника почти на порядок ниже и в среднем составляет – 0,03 (0,01–0,06) следа на 10 км маршрута. Всего в настоящее время в Карелии обитает 150–170 животных. В Ленинградской обл. и южнее – в Новгородской и Псковской областях росомы не встречается. В Архангельской области росомы обычны. Всего в области обитает около 650 животных (Губарь, 2007).

Таким образом, общая численность хищника на Европейском Севере России составляет немногим более 1200 особей.

Движение численности. Численность росомы за годы наблюдений не оставалась постоянной, однако заметить какую-либо периодичность ее изменений по данным учета численности и статистики пушных заготовок весьма затруднительно. Если принять, что годы максимальных заготовок шкур соответствуют максимальной численности вида, как это очевидно для ряда других пушных зверей, то подъемы и спады численности росомы следовали через 9–12 лет (рис. 3).

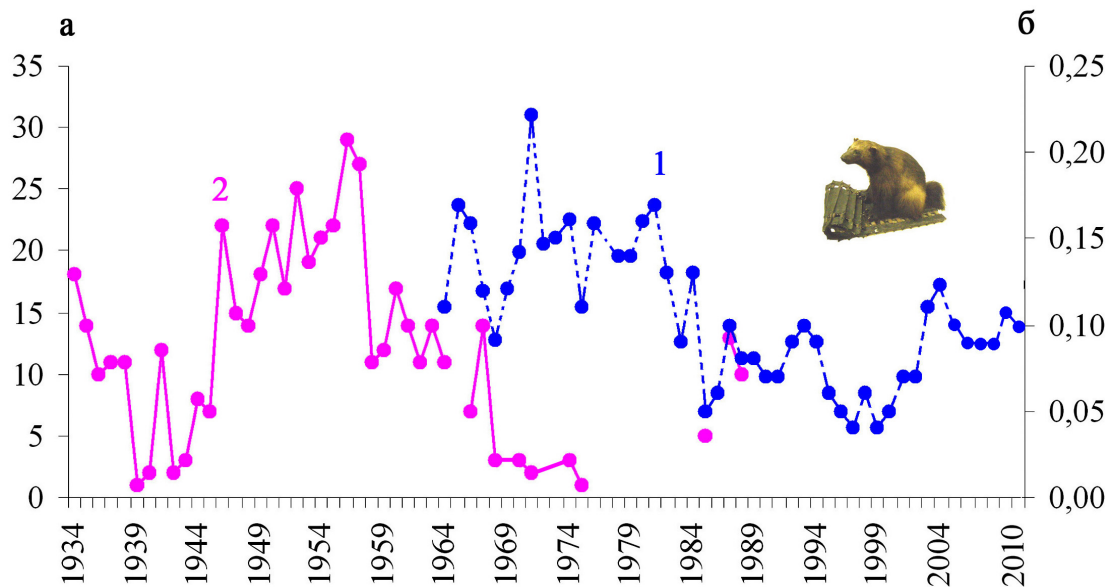


Рис. 3. Численность (1) и заготовки шкур (2) росомы в Карелии. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – заготовки шкур, шт., по оси ординат б – численность, следов на 10 км маршрута (по: Данилов, 2005 с дополнениями)

В начале – середине 1980-х годов на всем Европейском Севере началось драматическое сокращение численности и области распространения росомы. Причины мы уже называли (Данилов, 1994; 2003; 2005) – это широкое и бесконтрольное использование яда при попытке регулирования численности волка в 1960–1980-е годы, а также активное преследование росомы с использованием снегоходов, которые особенно широко стали распространяться на открытых пространствах северных и приморских районов региона в начале 1980-х годов.

В настоящее время охота на росомы в Карелии запрещена, в Мурманской и Архангельской областях легальная добыча не превышает 2-х десятков особей, в целом в регионе наблюдается постепенный рост численности вида. Вместе с тем, по мнению ведущего специалиста по проблеме сохранения росомы Б. В. Новикова (Новиков и др., 2008), ситуация на всем Европейском Севере остается таковой, что в любом из регионов севера России при ослаблении охранных функций росомы может быть потеряна как вид всего за 2–3 охотничьих сезона.

Северный олень – *Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.

Распространение. Численность. На значительной части лесной территории Европейского Севера России в далеком прошлом и в наши дни, хотя и на значительно меньшем пространстве, обитал и обитает **лесной северный олень** – форма, выделяемая в самостоятельный подвид – *Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.

Лесной северный олень имеет более крупные размеры по сравнению с тундровым, отличается от него заметной высоконогостью. Длина тела взрослых самцов (хирвасов) – 144–214 (175) см, высота в холке 116–141 (129) см (n=25), самок (важенок), соответственно: 122–188 (166), 111–132 (120) см (n=30). Среди самцов встречаются очень крупные особи, достигающие веса 200 и немногим более (205, 210, 215) кг. (Данилов, 2005). Заметно отличаются и рога лесных и тундровых оленей. Корона рогов лесных оленей более узкая V-образная. Надлобные отростки рогов отходят от основного ствола выше надглазничных (рис. 4). Особенности морфологии дают лесному оленю возможность лучше зимовать в лесу при глубоком и рыхлом снеговом покрове.

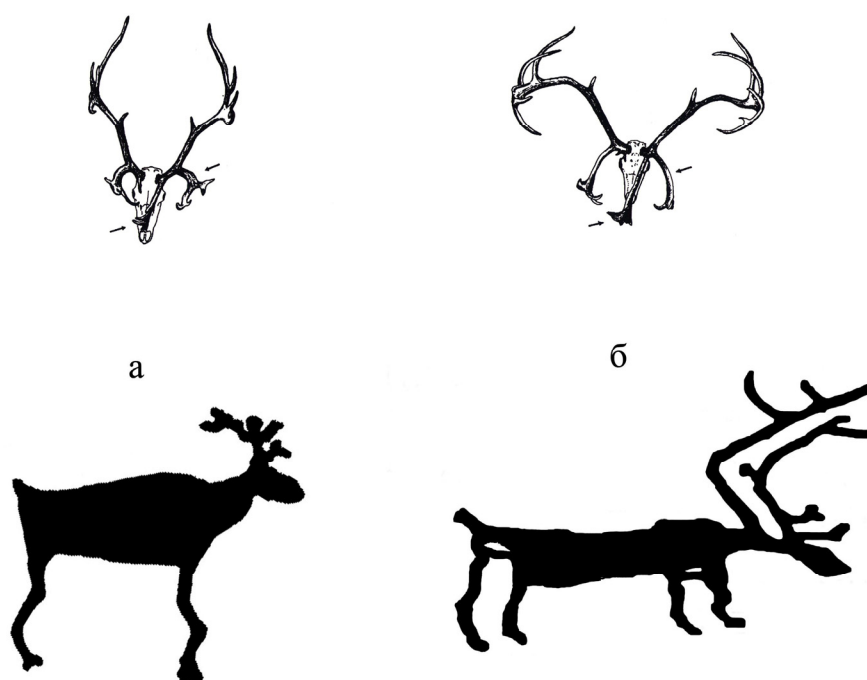


Рис. 4. Особенности строения рогов и общего габитуса лесного (а) и тундрового (б) северных оленей. Рисунки рогов (по: Siivonen, 1994); рисунки оленей среди петроглифов: а – в Карелии (по: Савватеев, 1970) и б – в Норвегии (по: Byrgren, 2006)

Распространение и численность дикого северного оленя за обозримый период претерпели самые серьезные изменения на всем пространстве Европейского Севера России. Чтобы понять происходящее, определить современный статус, тенденции развития и пути восстановления вида мы предлагаем здесь краткий обзор динамики ареала лесного северного оленя в регионе в исторически обозримый период. Несмотря на то, что часть этих материалов была опубликована ранее (Данилов, 1975; 1979; 2005; 2009 а, б; Данилов и др., 1973; 1986; Danilov, 1982, 2003, Heikura, 1998, Heikura et al., 1985, Kojola, 1996, 2007, Kojola et al., 2003, 2004), мы считаем возможным повторить их, дополнив при этом новыми данными, поскольку динамика ареала один из основных предметов мониторинговых наблюдений.

Самые ранние сведения о существовании лесного северного оленя на территории Северной Европы и его значении в жизни древнего человека датируются 3–2,5 тысячами лет до нашей эры. Источниками этих сведений стали находки археологов при раскопках стоянок и могильников древнего человека, а также его рисунки на скалах – петроглифы (в Карелии и на Кольском п-ове открыто четыре таких места). О том, что это был именно лесной олень убедительно свидетельствует среда обитания животных, которая была представлена в то время на Кольском полуострове средней, а

в Карелии – южной тайгой (рис. 5) (Елина и др. 2000), а также хабитусы тундрового и лесного оленей, представление о которых дают их изображения среди петроглифов (рис. 4).

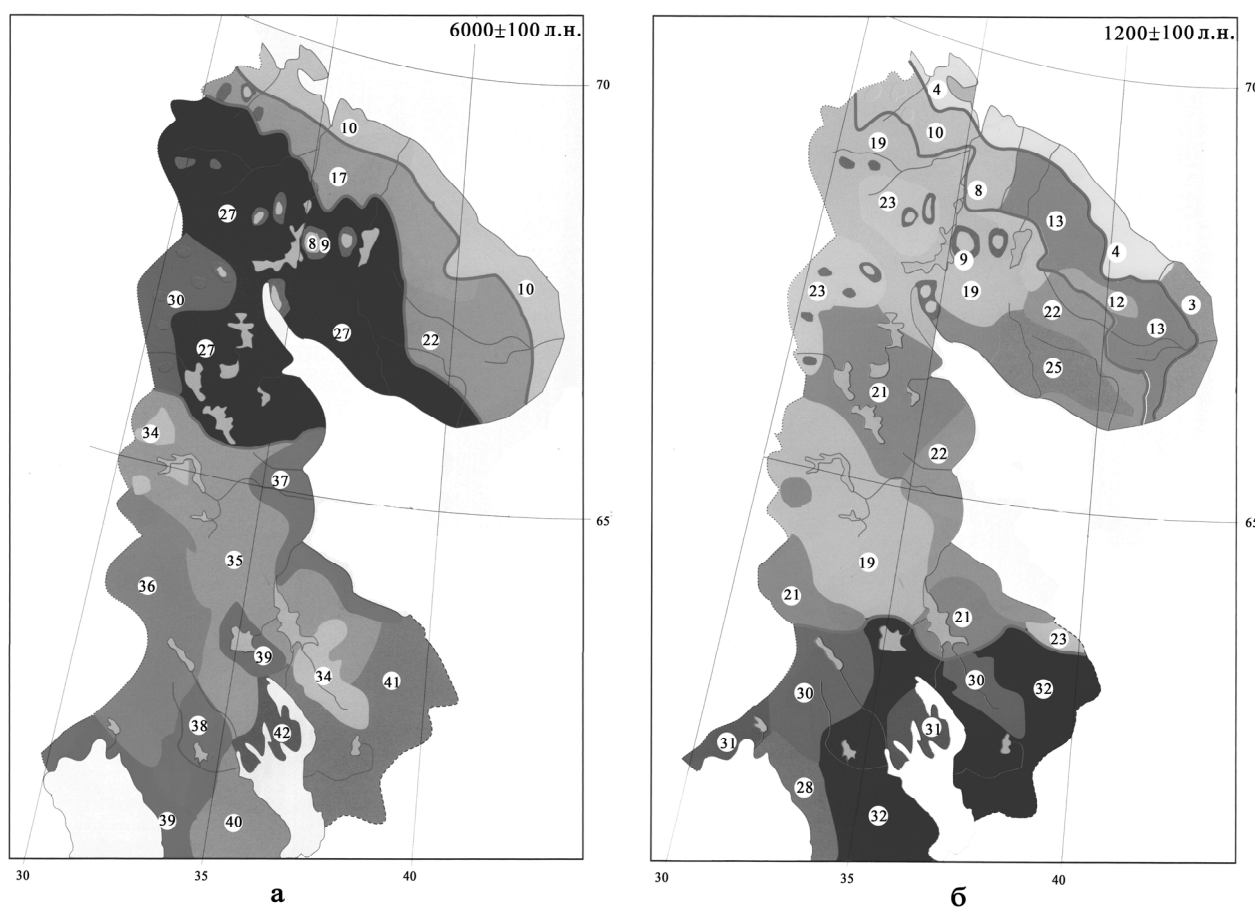


Рис. 5. Зональность лесов Карело-Мурманского края: а – 6 тыс. лет назад, б – в настоящее время: 3–8 – тундровые палеосообщества, 9–13 – лесотундровые, 14–26 – северотаежные, 27–33 – среднетаежные, 34–42 – южнотаежные палеосообщества (по: Юрковская, Елина, 2009)

Археологические материалы позволяют также составить некоторое представление о распространении северного оленя в далеком прошлом, распределении животных, способах охоты на них и даже масштабах добычи. Можно, например, со всей определенностью утверждать, что олени в то время обитали на всем Европейском севере России, и значительно южнее, а также то, что их численность на юге была гораздо ниже, чем на севере. Об этом можно судить по частоте встреч костных остатков и поделок из костей оленя на местах стоянок древнего человека, в его захоронениях, а также среди наскальных изображений на берегах Онежского озера, Белого моря и Кольского п-ова (Иностранцев, 1882; Линевский, 1930; 1939; Равдоникас, 1936; 1938; Гурина, 1956; Савватеев, 1970; Верещагин, 1979; Жальников, 2006).

В историческое время область распространения лесного северного оленя наибольшей была, очевидно, в начале XVII столетия (рис. 6). В те годы он населял почти всю территорию Восточной Финноскандии, нынешние Ленинградскую, Архангельскую и Вологодскую и частично Новгородскую области (Гептнер, 1961; Siivonen, 1956). Однако уже в первой половине 18 столетия северный олень начинает исчезать в Финляндии, а к концу этого столетия его не стало на всей территории, лежащей южнее оз. Оулу, за исключением Суоменселькя и узкой полосы вдоль современной государственной границы России и Финляндии (Tegengren, 1952; Montonen, 1974; Heikura et al., 1985; Данилов и др., 1986). Весьма примечательно, что с исчезновением оленя на западной периферии его ареала связано и угасание саамской культуры, основанной на использовании ресурсов дикого оленя (Tegengren, 1952).

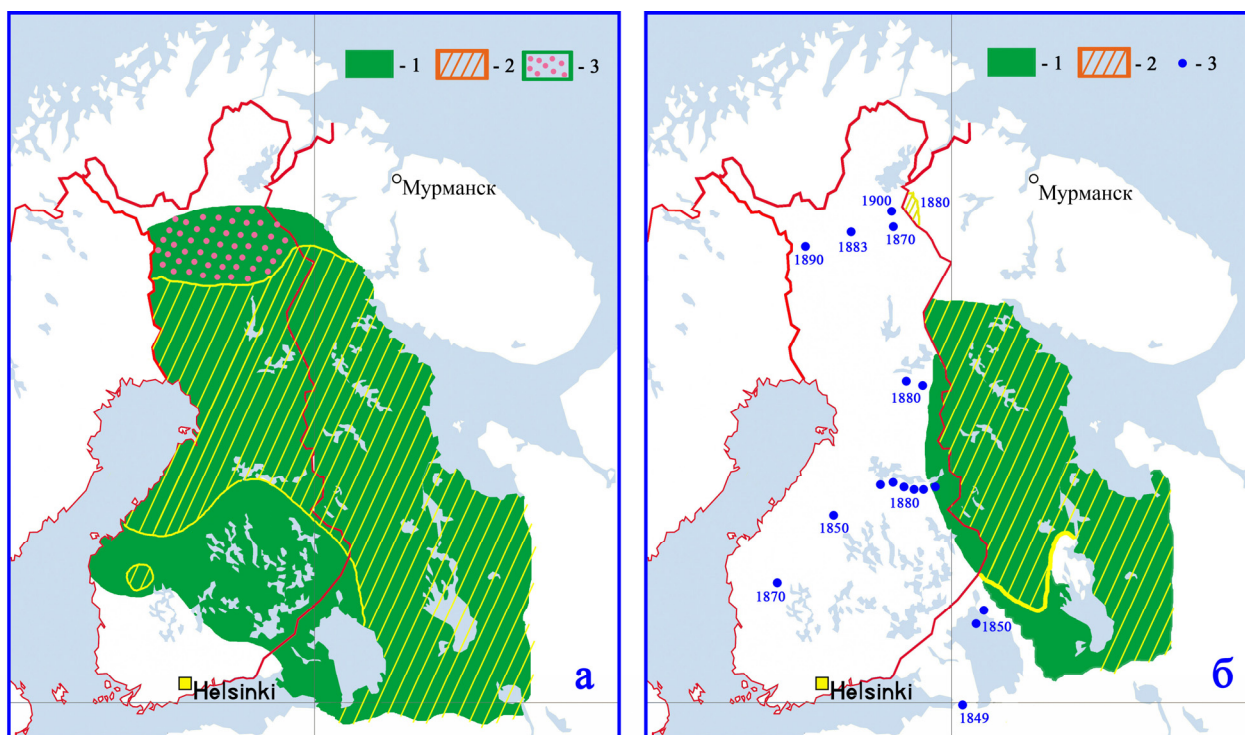


Рис. 6. Динамика ареала лесного северного оленя в Восточной Фенноскандии. Обозначения: а: 1 – XVII в., 2 – XVIII в., 3 – район эпизоотии копытки; б: 1 – середина XIX в., 2 – 1990-е годы, 3 – места отдельных встреч (по: Heikura et al., 1985; Данилов и др., 1986).

Есть несколько причин определивших здесь процесс исчезновения вида. В XVIII веке огнестрельное оружие стало доступным для среднего саама, в результате чего интенсивная охота с оленями-манщиками, проводившаяся с июля по сентябрь, а также охоты по насту, стали очень истребительны и сказались на численности диких животных катастрофически. И, наконец, в 1750–1752 гг. в лесной Лапландии среди одомашненных оленей прошла губительная для животных эпидемия копытки, упоминание о которой остались в летописных документах. Эта эпизоотия привела почти к полному исчезновению оленя на очень большой территории и не могла не сказаться на диких животных. В последующие годы поголовье домашних оленей в какой-то мере восстановилось, но в 1810–1812 гг. последовала новая эпидемия той же болезни (Montonen, 1974).

Существенное значение в судьбе дикого северного оленя на западе его ареала сыграло также прогрессирующее сведение спелых лесов в связи с подсечной системой земледелия, практиковавшейся в Финляндии до начала XX столетия, а в Карелии и других территориях Европейской части России до 1920-х годов. Обычно старые подсеки возобновлялись лиственными породами и делались малопригодными для оленей (рис. 7).

Восточнее Финляндии, т. е. на территории современной Карелии, даже в середине XIX столетия северные олени, по свидетельству К. Ф. Кесслера (1868), были обычны между озерами Онежским и Ладожским (рис. 6). А в 1856 г. зарегистрировано появление стад оленей даже на Валааме. В Пудожском же уезде Олонецкой губернии их было больше чем лосей, и за одну охоту по насту из стада добывали 5–15 зверей (Р-въ, 1866). Аналогичные сведения, относящиеся уже к 1870-м годам, находим и у И. С. Полякова (1991). Олени в те годы встречались и значительно южнее – до станции Бологое, оз. Ильмень и станции Боровичи, и еще дальше на юго-восток – в Ярославской, Костромской, Тверской и даже Владимирской губерниях (Поляков, 1871; Ильин, 1900; Туркин, Сатунин, 1902; Кириков, 1966).

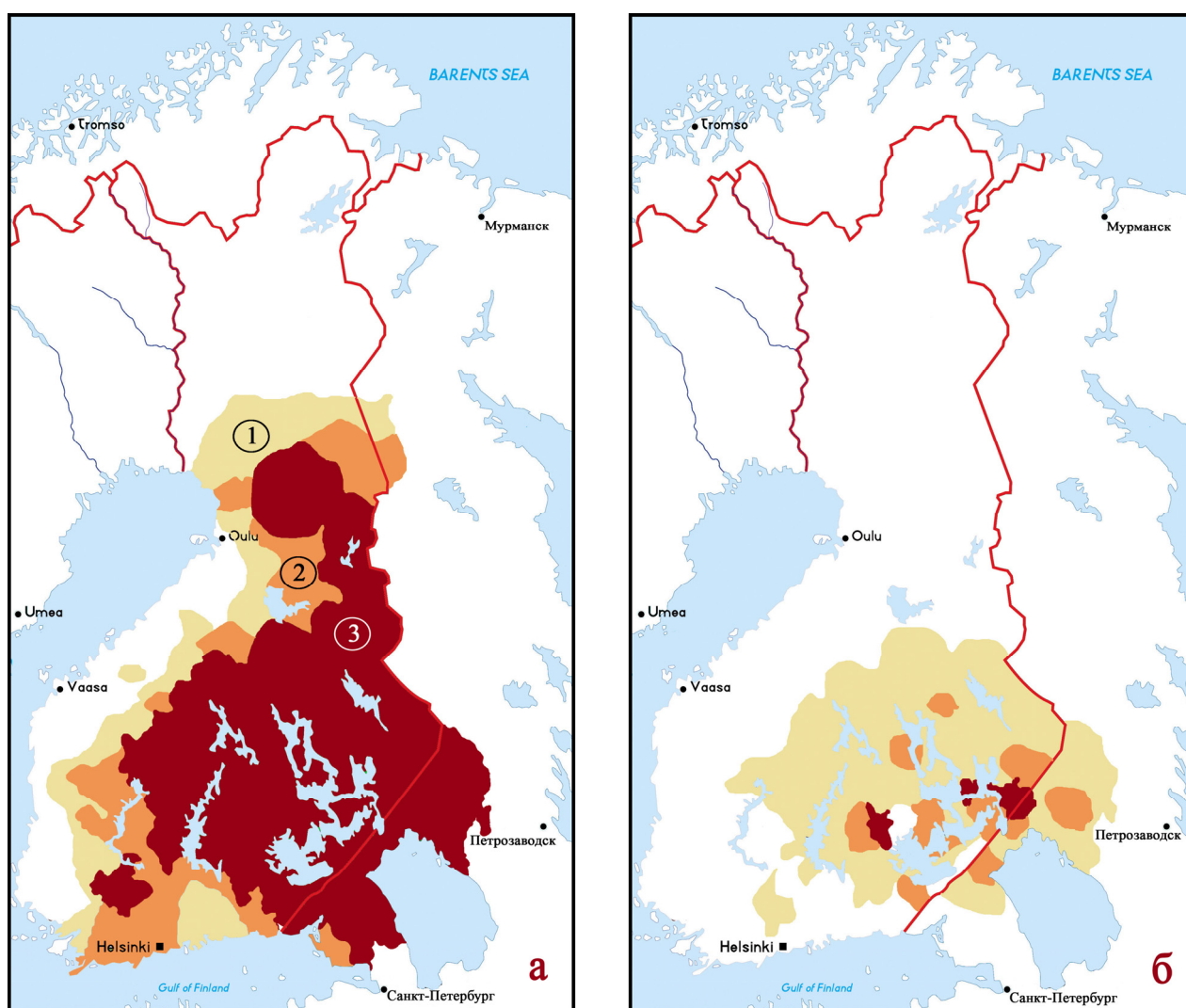


Рис. 7. Динамика территорий, подвергшихся подсечному земледелию в Финляндии: а – конец XIX, б – начало XX вв.; 1 – редкое применение подсечной системы, 2 – довольно обычное, 3 – обычное (по: Parviainen, 1996 из Громцев, 2009)

Но уже в начале 1870-х годов численность северного оленя в Олонецкой губернии заметно сократилась (Поляков, 1873). С этим согласуются и данные о добыче этих животных, приводимые А. А. Силантьевым (1898): в 1826 г. в Олонецкой губернии было добыто 1081, а в 1882 г. – лишь 766 оленей. Более того, в конце столетия оленей уже не было в наиболее развитых в сельскохозяйственном отношении районах этой губернии – Заонежье, Приладожье, на Олонецкой равнине.

В те же времена в Финляндии, на месте бывшего, почти сплошного ареала вида остались последние очаги его обитания. К 1870 г. олень занимал здесь лишь узкую полосу вдоль границы Княжества Финляндского – к северу от Ладожского озера и до оз. Куоляярви. Даже на кряже Суоменселькя, когда-то славившимся оленьими стадами, в середине XIX века встречались только случайно попавшие туда животные. Почти не стало оленей и в лесной Лапландии (Heikura et al., 1985).

М. Монтонен (Montonen, 1974), также пишет о том, что на исконных промысловых землях около Оулуярви, Вуолиеки и Пюхяннан Тавасткенкя, в районе Кухмо и в таежных лесах около Иломанси до 1880–1890 гг. держались разрозненные группы оленей. В последующие годы вплоть до середины 1950-х годов в ряде мест в Финляндии регистрировались только одиночные животные и небольшие группы оленей (Montonen, 1974; Vanninen, 1972; Sulkava, 1979).

Становится очевидным, что на южной и западной границе ареала распространение вида уже в середине XVIII века носило спорадический характер, и обитание животных было приурочено к территориям с большими массивами беломошных сосняков, моховых болот и заболоченных сосняков. Более того, как справедливо отмечает О. С. Русаков (1979), вследствие большой подвижности оленей и свойственных им сезонных миграций, они могли в тот или иной год появляться или исчезать на отдельных территориях. Тем не менее, южная граница сплошного ареала вида, построенная по данным цитированных выше авторов в те годы проходила по р. Свирь – южному побережью Онежского озера, а далее от Вытегры к южной административной границе Архангельской губ., вдоль которой распространение вида носило кружевной и очаговый характер.

Сведения о распространении оленя в Карелии, ставшей западной границей ареала, в начале XX века, крайне скудны. Так С. Благовещенский (1912) сообщает, что в 1907 г. северный олень полностью исчез в Петрозаводском уезде вследствие какой-то эпидемии. Значительное сокращение численности и ареала северного оленя произошло в период строительства Мурманской железной дороги (1914–1915 гг.), а годы Первой мировой и Гражданской войн стали катастрофическими для поголовья оленей. В дальнейшем отрицательное воздействие на популяцию оказало строительство Беломоро-Балтийского канала, а вслед за тем интенсивное освоение северных лесов (Марвин, 1959; Гептнер, 1961; Сегаль, 1962; Лебле, 1965).

На севере Карелии серьезным фактором, лимитировавшим распространение и рост численности дикого северного оленя во все годы, было домашнее оленеводство. Оленеводы активно преследовали и уничтожали диких оленей, чтоб сократить потери домашних животных, уходивших в лес за «дикарями».

Однако южнее границы оленеводческой зоны дикие олени в 1930-е годы были, если и не многочисленны, то весьма обычны, а их численность приближалась к 2 тысячам (Сегаль, 1962). Тогда же редкие и небольшие группы оленей встречались на севере Вологодской обл., формируя с Пудожским районом Карелии и с Архангельской областью единую область обитания вида. Даже в Ленинградской обл., в самом восточном ее районе, в междуречье рек Лиди и Колпи в 1930-е годы охотники встречали группы из 3–7 оленей (Брюн, 1938; цит. по Тимофеева, 1970).

В послевоенные годы в результате длительного запрета охоты и охраны численность дикого оленя в Карелии – увеличилась, расширилась и область распространения. Однако даже тогда считалось (Сегаль, 1962), что для Карелии характерен замкнутый ареал лесного северного оленя, приуроченный к средней части республики. С севера он ограничен шоссейной дорогой Кемь – Калевала и областью домашнего оленеводства, с востока – линией Мурманской железной дороги, а на западе государственной границей с Финляндией. Это мнение нам кажется недостаточно обоснованным уже потому, что в 1940-е, 1950-е годы дикие олени встречались также к востоку от Мурманской железной дороги – в Сегежском (Выгозерское стадо), Медвежьегорском и Пудожском (Водлозерское стадо) районах и составляли сплошной ареал вида, смыкаясь с его распространением в Архангельской обл. Только во второй половине XX столетия численность оленя в Архангельской обл. заметно сократилась, а его распространение на юге области приобрело очаговый характер (Паровщиков, 1959). Все еще встречались одиночные звери и в Ефимовском р-не (ныне Бокситогорский) на самом юго-востоке Ленинградской обл. (Тимофеева, 1970; Данилов и др., 1973).

Немногим позже – в 1970-е годы стало очевидным расселение оленя на запад в пределы прежнего ареала. В Финляндии в те годы оленей все чаще встречали в районе Кухмо, около Иломантси, близ Суомусалми, а в феврале 1975 г. во время авиаучета лося там было обнаружено 170 оленей. Тогда же Т. Хелле (Helle, 1975) оценивал численность оленей в районе оз. Рууна в 250 особей. Большой очаг обитания оленей в Финляндии сформировался в те годы в районе Кухмо, где уже в 1969 г. насчитывали до 90 особей. (Harinen, 1967; Vanninen, 1972; Sulkana, 1979). Столь быстрый рост населения оленей произошел в результате подкочевки большого числа животных со стороны Карелии, где в те годы начались широкомасштабные работы по строительству города Костомукша и одноименного горно-обогатительного комбината, расположенных в непосредственной близости от финляндской границы (Данилов, 2005; Данилов и др., 1986).

До середины 1970-х годов в Карелии происходил постоянный рост численности лесного северного оленя, затем она стабилизировалась и оставалась на довольно высоком уровне с незначительными изменениями по годам. На востоке Карелии сохранялась единая область распространения оленя с дикими оленями того же подвида в Архангельской области, формируя сплошной ареал лесного северного оленя до его разрыва в районе Онежско-Двинского междуречья (Куприянов, 1998; Nakala et al., 1996; Danilov, 2003).

Однако в последующем, особенно в середине-конце 1990-х годов резко, более чем вдвое, сократилась численность оленя и в Карелии, а область распространения вида на юге приобрела фрагментированный характер. По результатам авиа (2002) и наземного – Зимнего маршрутного учета (2007, 2008) общая численность лесного северного оленя в Карелии оценивается в 3000 экз. (Данилов, 2003; 2005; 2009). В те же годы в приграничной с Карелией зоне Архангельской обл. численность оленя и район его обитания также значительно сократились. Олени здесь сохранились в виде одного довольно крупного очага, примыкающего к Карелии, но изолированного с востока, и восьми фрагментов, разбросанных по всей лесной зоне области (Корепапов и др., 2003). Самый большой очаг на северо-востоке, возле Ненецкого автономного округа, с большой долей вероятности, составляют тундровые олени. Итак, современное распространение оленя в Архангельской обл. стало носить выраженный очаговый характер, угрожающий существованию вида на этой территории (Данилов, 2003; 2005; 2009; Корепапов и др., 2003) (рис. 8).

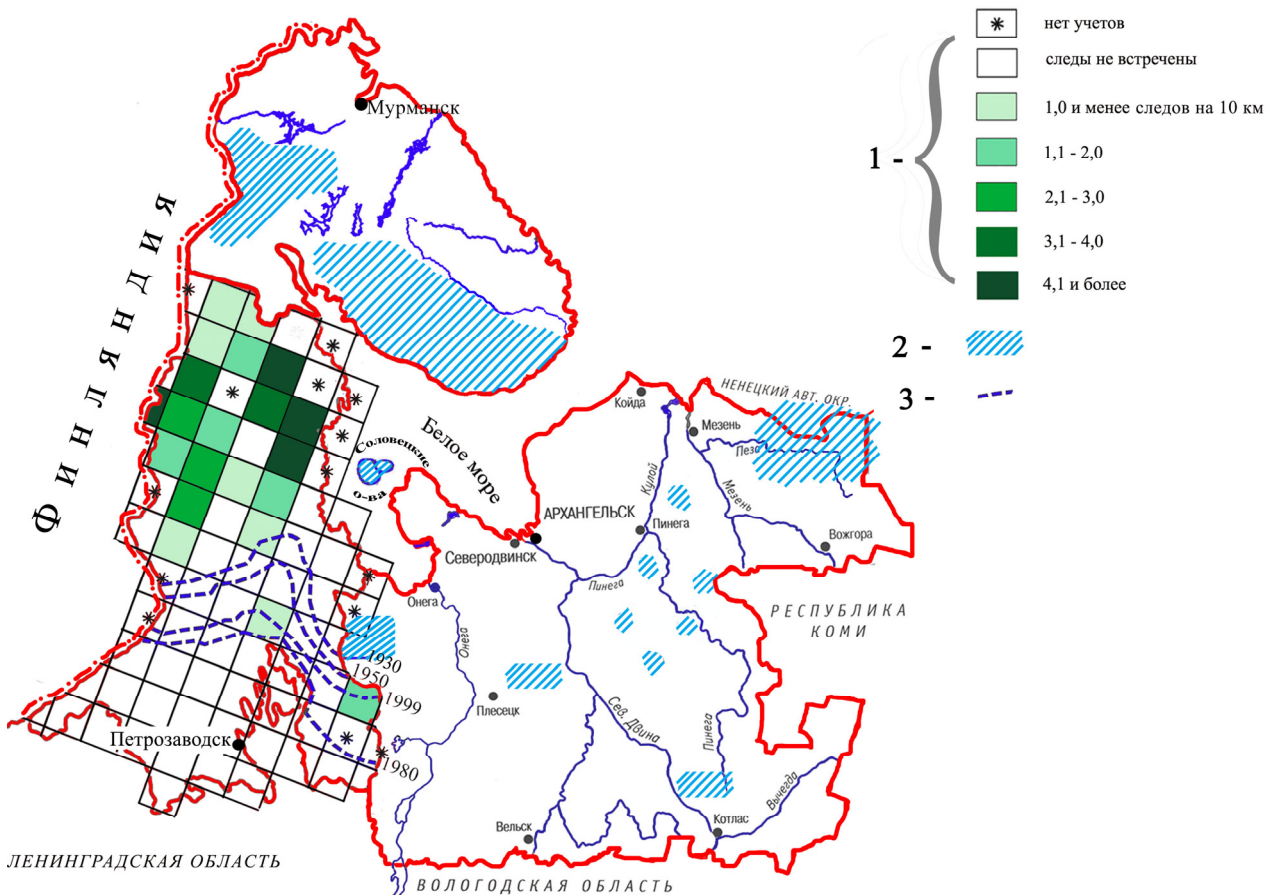


Рис. 8. Современное распространение дикого северного оленя на Европейском Севере России: 1 – численность в Карелии, следов на 10 км маршрута (по: Данилов, 2005), 2 – очаги обитания животных на Кольском п-ове (по: Ермолаев и др., 2003) и в Архангельской обл. (по: Корепапов и др., 2003), 3 – южная граница распространения в Карелии

Таким образом, область постоянного обитания лесного северного оленя в Северной Европе в наши дни занимает северо-восточную часть Финляндии (с изолированными очагами в центре страны) – северо-западную и восточную части Мурманской обл., северные и центральные районы Карелии, и запад Архангельской обл. В результате, только на части современного сплошного ареала вида можно провести южную границу его распространения – по условной линии, соединяющей: д. Ключина Гора – пос. Гимолы – северный берег оз. Сегозера – д. Данилово – г. Плесецк – верховье р. Пинеги (Данилов, 2009).

Движение численности. Этот процесс в ретроспективе рассматривался при обзоре динамики ареала вида. Здесь остается привести лишь конкретные данные динамики поголовья животных и рассмотреть некоторые причины определяющие изменение численности.

При анализе хода численности северного оленя в Карелии и сравнении его с аналогичным процессом на смежных территориях, независимо от характера использования и охраны животных, прослеживается некоторое сходство изменений численности оленей в Карелии и Финляндии. Совершенно очевидна также общность причин сокращения численности оленей в Карелии и на Кольском п-ове – это перепромысел легальный и нелегальный.

Наибольшей численности население оленя в Карелии достигло в начале 1980-х годов, в течение этого десятилетия оно держалось на этом уровне, но затем стало катастрофически сокращаться. Основной причиной этого явления стало браконьерство, невиданный ранее расцвет, которого начался в конце 1980-х. Потери популяции по этой причине достигли в те годы 50 % от общего числа животных, найденных погибшими. Особенно губительным для животных стало использование браконьерами скоростных снегоходов, при этом большое число животных гибнет, даже не от пуль браконьеров. Известно (Куприянов, 1988), что при преследовании животных на большой скорости, у загнанных оленей лопаются капилляры легких, у многих возникает эмфизема и отек. После такой погони часть животных погибает, часть – долгое время болеет.

Еще до этого трагического сокращения населения оленей в Карелии началось резкое падение численности лося – основной жертвы волка, в результате пресс хищников, остававшихся все еще весьма многочисленными, перелег на новую жертву – северного оленя. Совокупное давление этих факторов, очевидно и стало причиной сокращения численности оленя и отступления его на север.

В Финляндии в районе восточного очага обитания вида началось смещение и одновременное расширение основного района обитания животных в западном и северном направлениях. Здесь же произошло значительное сокращение сначала прироста, а затем и численности животных. Одной из главных причин этого называется влияние крупных хищников. Из них главным врагом оленей, по мнению К. Хейкура (Heikura, 1998), оказался бурый медведь, который стал причиной в 46 % случаев гибели животных (n=141), вторым хищником по масштабам ущерба, наносимого оленям, была рысь – 35 %, третьим – россомаха – 12 % и только на четвертом месте оказался волк – 9 %.

Однако очень скоро масштабы гибели оленей от волка в Финляндии возросли многократно и в конце 1990-х – начале 2000-х годов достигли 50 % от общего числа животных, найденных погибшими, при этом прирост популяции оленя сократился с 13 до 7 % (Kojola, 2007; Kojola et al., 2004). Объяснение кроется в том, что после того как Финляндия вступила в ЕС этот хищник был взят под охрану на большей части территории этой страны, что не замедлило сказаться на его распространении и численности. Серьезной причиной сокращения населения животных, изменения их распределения стала также новая линия инженерно-технических сооружений, построенная на российской стороне и частично отрезавшая оленей от их исконных мест отела и летних стадий.

Использование популяции. Охрана. В конце 1960-х – в 1970-е годы на Европейском Севере России началось ограниченное использование популяции дикого северного оленя. В Карелии оленей добывали преимущественно в местах, ранее вовлеченных в домашнее оленеводство, куда пригоняли ижемских оленей с Кольского п-ова и, где было наиболее вероятно существование гибридных животных, т. е. в Кемском районе. При этом были разработаны рекомендации по отстрелу с описанием признаков гибридных коми-ижемских оленей.

Однако, как уже говорилось, в начале-середине 1990-х годов началось катастрофическое падение численности оленя в Карелии. Первыми принятыми мерами, направленными на прекращение этого процесса, были – сокращение квоты и ограничение районов добычи животных только северными территориями. Это не имело успеха и охота на северного оленя по всей территории Карелии была запрещена. Запрет действует и поныне, хотя его результаты далеко не очевидны (Данилов, 2003; 2009).

В Мурманской обл. после истребительной промысловой кампании 1960–1970-х годов численность диких оленей обеих популяций сократилась до критической. Охота была запрещена и численность животных постепенно восстанавливается, достигнув в наши дни 1100 зверей в западной и 6–7 тысяч в восточной популяциях; начата лимитированная добыча (Ермолаев и др., 2003).

Стремительное сокращение численности и области распространения вида начавшееся в 1920-е годы и продолжавшееся на большей части таежной зоны региона до конца 1960-х, стало причиной специального внимания к лесному северному оленю уже на Первой Всесоюзной конференции по акклиматизации животных (1963 г.). Вот как это отразилось в Резолюции конференции: **«...обратить особое внимание на реакклиматизацию лесной формы северного оленя в таежной зоне Советского Союза»**. В том же году Л. Н. Мичурин в журнале «Охота и охотничье хозяйство» выступил со статьей – «Вернуть северного оленя в наши леса».

Затем эту идею пытались пропагандировать О. С. Русаков (1979; 1989) и П. И. Данилов (1979; 2003; 2005), но только в 2008 г. благодаря настойчивой инициативе Б. В. Новикова, поддержанной Институтом биологии КарНЦ РАН, Московский зоопарк начал реализацию проекта отлова в Карелии и полувольного разведения лесного северного оленя для последующей его реинтродукции в пределах прежнего ареала (рис. 9) (Данилов, 2009).



Рис. 9. Отлов оленей на Топозере (Карелия): а, б – процесс отлова, в, г – животные в корале на передержке (фото: Г. Тикка и Д. Панченко)

4.2.2. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих

Мелкие млекопитающие (мышевидные грызуны и землеройки) – важнейший компонент таежных экосистем, во многом определяющий их формирование и развитие. Отсюда и основные задачи, решаемые настоящим исследованием – обобщить и проанализировать материалы многолетнего (1965–2009 гг.) мониторинга состояния и динамики популяций фоновых видов мелких млекопитающих в подзоне лесов Карелии и прилежащих регионов. В качестве основной территории исследований выбрано Приладожье. Ландшафты Приладожья, с одной стороны, хорошо отражают экологические особенности всей обширной территории таежного Севера и достаточно характерны для любой его части, а с другой весьма специфичны и представляют для большинства изученных видов северную периферию ареала, где на них постоянно воздействует мощнейший антропогенный пресс, причем не только со стороны лесозаготовки, но и других форм интенсивных техногенных воздействий. Это делает данную территорию весьма показательной и удобной экологической моделью сильно нарушенной природной среды, уникальным полигоном для научного анализа, прогнозирования и разработки мер компенсации и нейтрализации негативных последствий хозяйственного пресса. Вполне оправдан и выбор объекта исследования, в качестве которого выступают таежные популяции землероек и мышевидных грызунов, это весьма чувствительный и доступный тест-объект, достаточно точный и адекватный индикатор разнообразных экологических нарушений (Ивантер, Коросов, 1998). К тому же здесь вот уже более 45 лет успешно функционирует Ладожский териологический стационар «Каркку», расположенный в Питкярантском районе Карелии, где ведется многосторонний экологический мониторинг. Это совершенно уникальный пример длительных, почти полувековых наблюдений, не имеющий аналогов ни в отечественной, ни в мировой зоологической практике (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001).

Материал собирался в окрестностях Ладожского териологического стационара Института биологии КарНЦ РАН (Питкярантский район Карелии) двумя основными методами: ловушко-линиями и ловчими канавками. Учет зверьков ловушками заключался в расстановке параллельных, на расстоянии 25 м друг от друга, линий давилков (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой линии с равными интервалами в 4–5 м. Линии сравнительно равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченного в растительном масле ржаного хлеба. За показатель обилия принималось число зверьков, попавших за сутки работы 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженная в процентах доля данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с помощью пяти 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, что верхний край их находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток), и относительное количество зверьков данного вида в проценте от общего числа добытых (индекс доминирования, %).

Наряду с этим, для выявления степени предпочтения, оказываемого видом тому или иному местообитанию (и его преферентного статуса в населении) вычислялся особый показатель – это коэффициент (или индекс) верности биотопу (Гловов и др., 1978; Ивантер, Ивантер, 1983; Ивантер, Макаров, 2001; Ивантер и др., 2003). Кроме того, для оценки видового разнообразия населения мелких зверьков каждого биотопа вычислялись показатели разнообразия (H) и выровненности (e) (Одум, 1975).

Общая эколого-фаунистическая характеристика мелких млекопитающих Приладожья

За 44 года учетов на Ладожском стационаре отработано 202300 ловушко-суток и 5105 канавко-суток. Общее число добытых зверьков составило 14180. Из них на долю насекомоядных приходится 62,7 %, грызунов 37,3 (табл. 1). Еще заметнее эта диспропорция в уловах канавками, где землеройки составляют 79 %, тогда как в учетах ловушками – только 50 %.

Таблица 1

**Соотношение видов и средняя численность мелких млекопитающих в Приладожье
(сводные данные за 1966–1999 гг.)**

Вид	Отлов давилками (168555 ловушко-суток)			Отлов канавками (4233 канавко-суток)			Всего	
	абс.	экз., на 100 ловушко-суток	%	абс.	экз., на 10 канавко-суток	%	абс.	%
Обыкновенная бурозубка	2937	1,74	44,76	2351	5,55	46,00	5288	45,31
Средняя бурозубка	112	0,07	1,71	608	1,44	11,90	720	6,17
Малая бурозубка	158	0,09	2,41	945	2,23	18,49	1103	9,45
Равнозубая бурозубка	39	0,02	0,59	43	0,10	0,84	82	0,70
Крошечная бурозубка	2	0,001	0,03	33	0,08	0,65	35	0,30
Водяная кутора	31	0,02	0,47	57	0,13	1,16	88	0,75
Лесная мышовка	58	0,03	0,88	316	0,75	6,18	374	3,21
Полевая мышь	9	0,005	0,14	1	0,002	0,02	10	0,09
Мышь-малютка	5	0,003	0,08	8	0,02	0,16	13	0,11
Лесной лемминг	3	0,002	0,05	87	0,21	1,70	90	0,77
Рыжая полевка	2598	1,54	39,59	467	1,10	9,14	3065	26,26
Красная полевка	80	0,05	0,22	9	0,02	0,17	89	0,76
Обыкновенная полевка	1	0,0006	0,02	2	0,005	0,04	3	0,03
Темная полевка	499	0,30	7,61	160	0,38	3,13	659	5,65
Полевка-экономка	29	0,02	0,44	22	0,05	0,42	51	0,44
Всего	6561	3,89	100,00	5109	12,01	100,00	11670	100,00

Всего на исследованной территории добыто 15 видов мелких млекопитающих, которые по степени доминирования в суммарных уловах располагаются следующим образом: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), малая бурозубка (*S. minutus* L.), средняя бурозубка (*S. caecutiens* Laxm.), темная полевка (*Microtus agrestis* L.), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lill.), красная полевка (*Cl. rutilus* Pall.), водяная кутора (*Neomys fodiens* Penn.), равнозубая бурозубка (*S. isodon* Turov), полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall.), мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.), крошечная бурозубка (*S. minutissimus* Zimm.), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.), обыкновенная полевка (*M. arvalis* Pall.). При этом наиболее многочисленными видами, как в целом по региону, так и в большинстве обследованных биотопов, оказались обыкновенная бурозубка и рыжая полевка, составившие в наших сборах мелких млекопитающих соответственно 45,3 и 26,3 %, т.е. в сумме почти 72 %. Далее по убыванию численности следуют три вида содоминанта: малая и средняя бурозубки и темная полевка (9,5, 6,2 и 5,7 %) и три второстепенных вида – лесная мышовка, лесной лемминг и красная полевка (3,2, 0,8 и 0,8 %). На остальные 7 видов приходится всего 2,2 % и их следует отнести к группе крайне малочисленных.

Такое соотношение видов в общих чертах сохраняется в различные годы, но, как уже говорилось, зависит от способа отлова (табл. 1). В сборах канавками значительно выше как общая доля насекомых, так и численность второстепенных видов землероек и грызунов. Например, по сравнению с добычей ловушками, удельный вес таких содоминантов как средняя и малая бурозубки и лесная мышовка, увеличивается в уловах канавками в 5–6 раз, а такие редкие виды как крошечная бурозубка, кутора и лесной лемминг и вовсе попадают только в канавки. Напротив, в сборах давилками преобладают немногие виды мышевидных грызунов и обыкновенная бурозубка, а целый ряд второстепенных и редких видов вообще не представлен.

Общий показатель учета давилками по Карелии в целом колеблется по годам от 0,34 до 18,5 на 100 ловушко-суток и составляет в среднем 3,9, канавками – от 2,7 до 25,4, в среднем 12,0 на 10 канавко-суток. Сопоставление этих данных с результатами учетов в других таежных регионах Европейского Севера России (Ивантер, 1975; Ивантер и др., 2003) позволяет оценить общую численность мелких млекопитающих в Приладожье как среднюю. В то же время по сравнению с более южными областями она выглядит невысокой (особенно низка численность мышевидных грызунов), что объясняется не только крайней неустойчивостью среды и однообразием кормовой базы, характерными вообще для всего Севера (Шварц, 1963), но и ландшафтными особенностями охваченной учета территории, в частности господством бедных в экологическом отношении частоствольных

ельников, чистых лишайниковых сосняков, моховых болот и хвойно-лиственных молодняков жердякового типа.

Невысокий средний многолетний показатель учета мелких млекопитающих обусловлен также особым характером многолетней динамики численности как отдельных видов, так и всего населения землероек и грызунов рассматриваемого региона. Как показывают данные специальных учетов, для всех изучаемых популяций мелких зверьков типичны значительные по размаху, но небольшой частоты и обычно неправильного «рваного» ритма флуктуации, отличительной чертой которых являются длительность и глубина депрессий, редкость и кратковременность подъемов и общая растянутость цикла. Вместе с тем отсутствие четкой синхронности в колебаниях численности различных видов и групп мелких млекопитающих (табл. 2) приводит к тому, что в отдельные годы в уловах преобладают то землеройки (1969, 1971, 1975–1977, 1980–1982, 1985–1986, 1989, 1992–1993, 1998–1999, 2001, 2005, 2008), то мышевидные грызуны (1966–1967, 1970, 1972–1974, 1978–1979, 1990, 1994, 2003, 2006), и аспект фауны меняется в зависимости от особенностей года с «землеройко-полевкового» на «полевко-землеройковый» (рис. 10).

Не всегда согласованно колеблется и численность отдельных представителей каждой из этих групп (табл. 2). Однако последнее обстоятельство почти не сказывается на масштабах и характере изменений общей численности зверьков, поскольку население их образовано в основном популяциями лишь двух видов – обыкновенной бурозубки и рыжей полевки. Эти доминантные виды определяют уровень и многолетние колебания численности как всего населения мелких млекопитающих в целом, так и их группировок в отдельных местообитаниях, за исключением лиственных молодняков, сельскохозяйственных угодий и других элементов культурного ландшафта, где, кроме обыкновенной бурозубки и рыжей полевки, господствует темная полевка, составляющая до 30 и более процентов всего улова. Таким образом, в отношении видовой структуры населения мелких млекопитающих Приладожья, как и всей Карелии (Ивантер, 1975; Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, 1983; Ивантер, Макаров, 2001), представляет довольно стабильную «двухдоминантную» систему (группировку) видовых популяций. Такая структура, как и асинхронность колебаний численности двух господствующих видов, безусловно целесообразна при ограниченной емкости и однообразии угодий. Она придает населению зверьков необходимую стойкость к воздействию неблагоприятных условий и может рассматриваться как одна из форм адаптаций животных на популяционно-биоценотическом уровне.

Таблица 2
Корреляционный анализ сопряженности многолетних изменений численности
у различных видов мелких млекопитающих Приладожья

Пары видов	Учеты ловушко-линиями			Учеты канавками		
	Коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_s	Критерий достоверности t_r	Доверительная вероятность P	Коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_s	Критерий достоверности t_r	Доверительная вероятность P
Обыкновенная бурозубка – средняя бурозубка	0,45	1,8	0,90	0,37	1,5	0,84
Обыкновенная бурозубка – малая бурозубка	0,11	0,4	0,30	0,65	3,1	0,99
Средняя бурозубка – малая бурозубка	0,54	2,3	0,96	0,35	1,3	0,78
Обыкновенная бурозубка – рыжая полевка	0,58	2,6	0,98	0,44	1,8	0,90
Рыжая полевка – темная полевка	0,52	2,2	0,95	0,56	2,4	0,97
Рыжая полевка – красная полевка	0,07	0,3	0,17	0,43	1,7	0,88
Рыжая полевка – лесная мышовка	0,09	0,3	0,23	0,45	1,8	0,90
Лесная мышовка – обыкновенная бурозубка	0,02	0,1	0,06	0,14	0,5	0,37

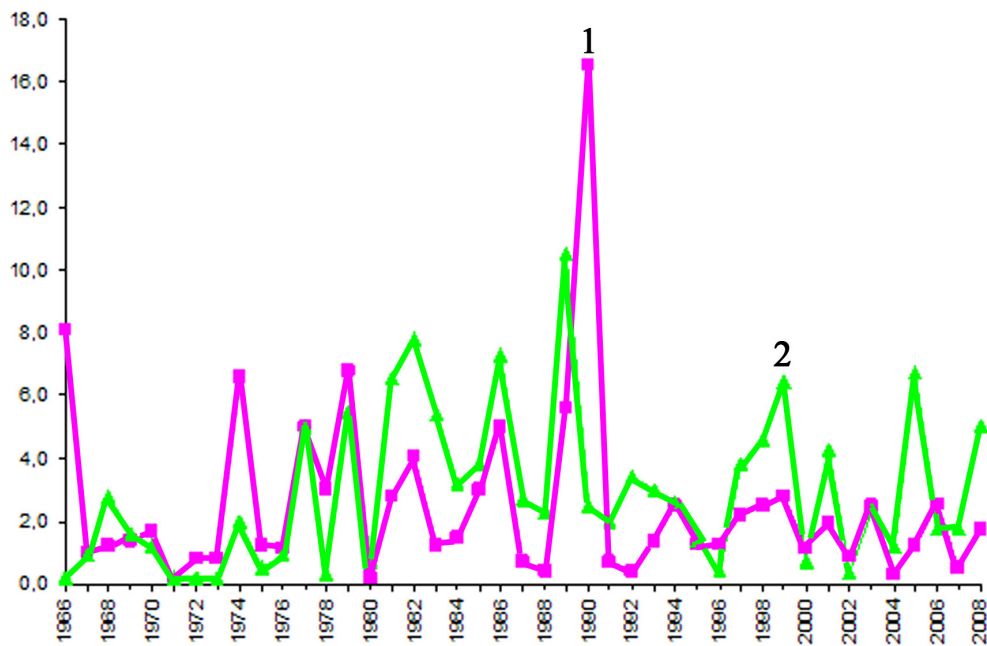


Рис. 10. Суммарная численность грызунов (1) и землероек (2) в Приладожье. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – численность, экз. на 100 ловушко-суток

На основе изучения ландшафтных особенностей региона и закономерностей пространственного распределения землероек и мышевидных грызунов мы выделили 7 наиболее характерных для Приладожья типов биотопов, отличающихся экологическими условиями, составом и численностью животного населения. Это сосняки лишайниковые, сосняки-зеленомошные, зеленомошные и зеленомошно-травяные ельники, лиственные и смешанные леса, лиственное мелколесье, разновозрастные вырубki, а также луговые и другие сельскохозяйственные угодья.

Подводя итоги выполненных в этом направлении исследований, необходимо остановиться на некоторых общих закономерностях биотопического и пространственного распределения популяционных группировок и всего населения мелких млекопитающих Приладожья в связи с изменениями, вызванными антропогенным фактором. С этой целью нами проведен кластерный анализ многовидовых биоценологических группировок мелких млекопитающих этого региона (Ивантер, Коросов, 1992), выделивший группы биотопов, наиболее близкие по условиям обитания и видовому составу зверьков (рис. 11). Наиболее богаты видами еловые и смешанные леса. Обедненными териокомплексами, представленными в основном политопами видами, характеризуются сосняки-зеленомошные, вырубki и лиственное мелколесье. Выявляется близость населения зверьков из двух типов сосняков, но в лишайниковых борах видов еще меньше. Наконец, особое положение занимает биотопический комплекс экотона – границы между лугом и лесом, включающий представителей смежных биотопов. При этом выявленный характер отношений между биоценологическими комплексами млекопитающих сохраняется вне зависимости от метода количественных учетов: и по видовому составу, и по численности (показатель учета) население зверьков сосняков-зеленомошников все же ближе к мелколесью, чем к зеленомошным ельникам.

Как показали учеты, наиболее плотно населены мелкими млекопитающими спелые лиственные леса с умеренной хвойной примесью, зарастающие вырубki 3–10-летнего возраста, участки культурного ландшафта, а также зеленомошно-травяные ельники с участием лиственных пород, хорошим подлеском и развитым травостоем. Эти же биотопы отличаются и наиболее богатым видовым спектром мелких зверьков. В лишайниковых борах и монотонных таежных ельниках без лиственной примеси и подлеска численность землероек и грызунов минимальная. Остальные биотопы занимают в этом отношении промежуточное положение. Таким образом, в целом коренные типы лесных угодий существенно уступают производным лесам, элементам культурного ландшафта,

вырубкам и другим типам трансформированных человеком площадей как по разнообразию видовой структуры соответствующих биоценотических группировок животных, так и по их численности. Это говорит о том, что антропогенный фактор оказывает на распределение и численность мелких млекопитающих в общем положительное влияние.

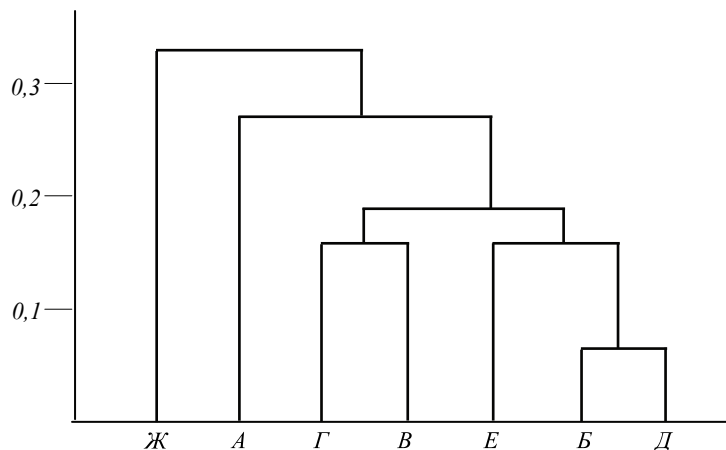


Рис. 11. Дендрограмма кластерного анализа биоценотических группировок мелких млекопитающих Приладожья: А – лишайниковые сосняки; Б – сосняки-зеленомошные; В – ельники; Г – спелые лиственные и смешанные леса; Д – лиственное мелколесье; Е – зарастающие вырубки; Ж – граница сеяного луга с ольшаником (по: Ивантер, Коросов, 1992)

Изучение биоценотических группировок мелких млекопитающих Приладожья, их структуры и динамики во времени и пространстве позволяет констатировать своеобразную и неоднозначную роль различных биотопов, в частности коренных и антропогенных ландшафтов, в жизни популяций и всего смешанного населения землероек и грызунов. Так, если зеленомошные и травяные леса (сосняки и особенно ельники) служат для большинства видов основными местообитаниями круглый год и населены стабильными по составу, хотя и немногочисленными группировками мелких млекопитающих, то производные биотопы, и прежде всего зарастающие вырубки и участки мелколесья, представляют для них временные, хотя и весьма важные местообитания, значение которых повышается лишь в годы подъемов численности. С этим связан выявленный нами специфический характер движения численности видов в коренных и антропогенных биотопах: при общей синхронности многолетних колебаний в антропогенном ландшафте они гораздо более резкие, чем в коренных лесах, где численность популяций более стабильна, хотя и держится на менее высоком уровне. Та же закономерность прослеживается и при анализе сезонных изменений численности зверьков (рис. 12). При этом в коренных древостоях нарастание численности от весны к осени идет обычно более умеренными темпами и равномернее, чем в антропогенном ландшафте, куда при интенсивном размножении популяции в массе выселяются зверьки из соседних лесных биотопов. В результате численность землероек и грызунов возрастает здесь быстрее и резче, причем в тем большей мере, чем активнее протекает репродукция популяции в целом. Напротив, в годы низкого уровня размножения численность зверьков в элементах антропогенного ландшафта увеличивается в основном за счет местного, обычно немногочисленного поголовья, и нарастание ее к концу сезона нередко даже менее выражено, чем в коренных биотопах. Таким образом, в коренных местообитаниях численность мелких млекопитающих более устойчива и колебания ее менее резкие, сглаженные, а в трансформированных – наоборот, население землероек и грызунов крайне динамично, нестабильно и испытывает резкие флуктуации численности по годам и особенно сезонам.

Уровень видового разнообразия мелких млекопитающих зависит и от плотности их населения (табл. 3, 4). В годы высокой численности группировки более выровненные, а в периоды депрессий отличаются неоднородностью.

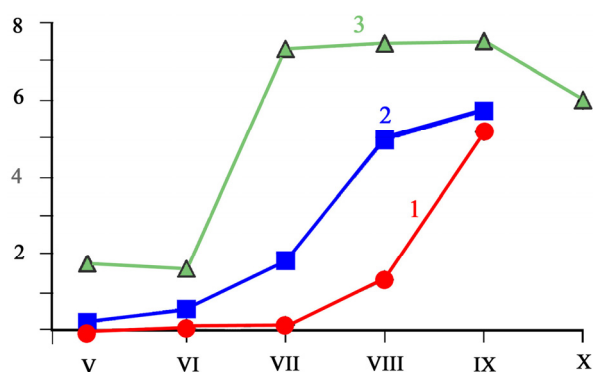


Рис. 12. Сезонные изменения численности обыкновенной бурозубки в годы: 1 – низкой, 2 – средней, 3 – высокой численности. По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – численность, экз. на 100 ловушко-суток

Таблица 3

Численность (экз. на 100 ловушко-суток), индекс доминирования (доля в уловах), разнообразие и выравненность в годы с разным уровнем численности мелких млекопитающих

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	Экз. на 100 ловушко-суток	Индекс доминирования	Экз. на 100 ловушко-суток	Индекс доминирования	Экз. на 100 ловушко-суток	Индекс доминирования
Обыкновенная бурозубка	3,76	0,395	1,00	0,338	0,10	0,453
Средняя бурозубка	0,06	0,006	0,08	0,026	0,00	0,016
Малая бурозубка	0,02	0,002	0,07	0,022	0,01	0,031
Равнозубая бурозубка	–	–	0,02	0,005	0,00	0,016
Водяная кутора	0,03	0,003	0,00	0,001	0,00	0,00
Лесная мышовка	0,02	0,002	0,05	0,016	0,01	0,025
Полевая мышь	0,02	0,002	–	–	0,00	0,008
Мышь-малютка	0,01	0,001	0,00	–	–	–
Рыжая полевка	4,72	0,496	1,33	0,448	0,09	0,409
Красная полевка	0,20	0,021	0,16	0,052	0,01	0,031
Темная полевка	0,67	0,070	0,24	0,080	0,04	0,181
Полевка-экономка	0,01	0,001	0,03	0,010	0,00	0,008
Всего	9,51	1,00	2,96	1,00	0,22	1,00
Число видов	11		11		10	
Разнообразие (H)	0,47		0,61		0,67	
Выравнивание (e)	0,451		0,588		0,672	

Таблица 4

Численность (экз. на 10 канавко-суток), индекс доминирования (доля в уловах), разнообразие и выравненность в годы с разным уровнем численности мелких млекопитающих

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	Экз. на 10 канавко-суток	Индекс доминирования	Экз. на 10 канавко-суток	Индекс доминирования	Экз. на 10 канавко-суток	Индекс доминирования
Обыкновенная бурозубка	6,68	0,542	3,63	0,370	3,65	0,347
Средняя бурозубка	1,00	0,081	1,18	0,120	1,88	0,179
Малая бурозубка	1,80	0,146	1,28	0,130	1,60	0,152
Равнозубая бурозубка	0,03	0,003	0,05	0,005	0,03	0,002
Крошечная бурозубка	0,14	0,011	0,01	0,001	0,03	0,002
Водяная кутора	0,12	0,010	0,19	0,020	0,04	0,004
Лесная мышовка	0,48	0,039	0,55	0,056	0,87	0,082
Мышь-малютка	–	–	0,05	0,005	–	–
Лесной лемминг	0,11	0,009	0,42	0,043	–	–
Рыжая полевка	1,40	0,114	1,90	0,004	0,01	0,001
Темная полевка	0,54	0,044	0,38	0,038	0,40	0,038
Полевка-экономка	–	–	0,14	0,015	–	–
Всего	12,33	1,00	9,80	1,00	10,51	1,00
Число видов	12		14		11	
Разнообразие (H)	0,65		0,80		0,72	
Выравнивание (e)	0,60		0,70		0,69	

В пределах одного и того же биотопа размещение землероек и грызунов носит мозаичный характер и сильно зависит от особенностей рельефа, состава и сомкнутости древостоя, развития подлеска и травянистой растительности, степени захламленности, количества и качества корма. В сомкнутых древостоях они тяготеют к рединам и опушкам, а в редкостойных лесах и окраинах населенных пунктов – к тенистым захламленным участкам с богатым подлеском и группами кустарника. Увеличение стенопотности и выход в стадии, затронутые деятельностью человека (вырубки, элементы культурного ландшафта и др.), – черты, характерные для всех видов мелких млекопитающих, живущих в тайге у северных границ распространения (лесная мышовка, темная и обыкновенная полевки, малая бурозубка и др.). В известной мере такая же тенденция проявляется у рыжей полевки и обыкновенной бурозубки, что позволяет рассматривать ее в качестве имеющей приспособительный смысл географической особенности стациального размещения всего населения мелких млекопитающих изучаемого региона. Об увеличении стенопотности и «синантропизма» южных видов зверьков при расселении их к северу сообщают Н. П. Наумов (1948), А. Н. Формозов (1948), Н. Н. Воронцов (1961), Н. В. Башенина (1962, 1972), Н. Г. Соломонов (1971), Дж. Таст (Tast, 1968) и др.

Территориальное распределение отдельных видов и всего населения мелких млекопитающих в целом отличается значительной динамичностью и закономерно трансформируется по сезонам и годам в связи с изменением численности популяций. Весной и в начале лета плотность населения зверьков минимальная и они концентрируются в оптимальных местообитаниях, чаще всего в богатых травяно-зеленомошных ельниках, в смешанных насаждениях по ручьям и рекам, на травяных опушках и в пределах культурного ландшафта (захламленные и поросшие кустарником каменные гряды среди полей, обочины дорог, межи и прочие «неудобные земли» на полях и сенокосах). Летом, по мере размножения и расселения молодняка, отдельные «поселения» постепенно сливаются и зверьки более или менее равномерно заселяют все подходящие биотопы. Осенью эта дисперсия особенно хорошо выражена, но к зиме животные вновь концентрируются в немногих «поселениях» и распределение их приобретает очаговый характер.

Еще отчетливее годовые изменения в характере биотопического размещения. В годы подъема численности население землероек и грызунов широко растекается по всей территории и они встречаются в самых разнообразных биотопах. В большей степени это характерно для молодых расселяющихся животных, тогда как зимовавшие более консервативны и придерживаются лишь наиболее благоприятных мест обитания. Совершенно иная картина наблюдается при депрессии численности зверьков. В этом случае популяция состоит из отдельных поселений (парцеллярных группировок), приуроченных к немногим лучшим участкам местности, и размещается неравномерно, мозаично. Такие оптимальные участки, получившие название «станции переживания», или «резерваты» вида (Наумов, 1948), обеспечивают возможность нормального существования немногочисленного сохранившегося поголовья даже в условиях пессимума и служат очагами восстановления численности при наступлении благоприятных условий. В монотонных ландшафтах таежной зоны их очень немного, поэтому перепады численности по годам достигают значительной величины, и прежде всего за счет длительных и глубоких депрессий.

Динамическая смена пространственного распределения с диффузного, равномерного при высокой численности зверьков на мозаичный, лоскутный в периоды депрессий имеет важное приспособительное значение и способствует процветанию и устойчивости вида. Этим путем достигается необходимый для репродукции контакт особей, удовлетворение их кормовых и защитных потребностей в условиях резкого сокращения численности, равномерное, без перенаселения и конкуренции, освоение среды обитания и заселение новых территорий при увеличении интенсивности размножения. Таким образом, территориальность является эффективным средством регулирования плотности населения и механизмом гомеостаза популяции.

Постоянные на протяжении всего бесснежного периода отловы обыкновенных бурозубок в ловчие канавки позволяют не только характеризовать численность землероек и их биотопическое размещение, но и судить об их подвижности, связанной с расселением. Рассмотрение кривой уловов по дням (Ивантер, 1975) на фоне конкретных экологических условий и данных о численности зверьков (учеты ловушками) показывает, что подвижность бурозубок зависит от ряда причин, и прежде всего от интенсивности размножения, плотности популяции и условий погоды (особенно влажности и осадков).

При этом первые два фактора определяют в основном общий уровень кривой уловов, а последний – ее конкретный ход (конфигурацию).

Связь между подвижностью (двигательной активностью) животных и темпом их размножения очевидна. В дни массового появления на поверхности молодых бурозубок (переход их к самостоятельной жизни и расселение) отлов их в канавки резко возрастает, в другие периоды – сокращается. Ход и интенсивность размножения отражаются и на подвижности взрослых бурозубок. В период беременности и выкармливания молодых взрослые самки ведут скрытый образ жизни и двигаются мало; самцы же, наоборот, весьма активны и попадают в канавки чаще самок.

Также нетрудно заметить обратную связь между подвижностью зверьков и их численностью. В периоды низкой численности подвижность зверьков более высока. В результате канавочные учеты (отражающие в первую очередь подвижность животных) не всегда дают правильное представление о том, во сколько раз увеличилась или сократилась численность бурозубок, демонстрируя как бы «сглаженную версию»

Причины увеличения двигательной активности животных при низкой их плотности до конца не ясны (Ивантер, 1975). Не исключено, что низкая численность землероек заставляет их больше передвигаться в поисках друг друга для спаривания. Но это может относиться лишь к перезимовавшей части популяции. Рост же подвижности молодых зверьков можно связать с образованием «поселений» по типу тех, что известны у грызунов. По Н. П. Наумову (1955), для существования каждого вида необходима некоторая минимальная плотность населения, без которой невозможны образование «поселений», т.е. занятой территории, и защита ее от других видов. При падении же численности сохраняются единичные рассредоточенные особи, которые, стремясь образовать «поселение», усиленно ищут друг друга и в результате их подвижность увеличивается.

Наконец, обратную связь между численностью и подвижностью можно объяснить тем, что годы низкой численности часто отличаются недостатком (или недоступностью) корма. В этом случае в поисках пищи зверькам приходится двигаться гораздо больше, чем в годы изобилия корма. Вполне вероятно также и совместное действие указанных причин.

Очень большое влияние на подвижность и уловистость землероек оказывают и метеорологические факторы (Ивантер, Макаров, 2001). При сопоставлении кривых улова и влажности нельзя не видеть совпадения их хода. Даже на сравнительно небольшое повышение влажности воздуха землеройки четко отвечают увеличением подвижности. Коэффициент корреляции между этими показателями $0,58+0,07$. Еще отчетливее связь подвижности с выпадением осадков: после каждого дождя величина уловов возрастает, а при сухой погоде падает. Но так обстоит дело летом. Осенью же длительное ненастье сопровождается обычно сокращением подвижности зверьков. Видимо, как и у полевок (Наумов, 1955), при осеннем похолодании характер реакции бурозубок на выпадение осадков меняется. При падении температуры ниже известных границ влажность уже не стимулирует, а гасит их активность.

Сходство в реакции грызунов и землероек на изменения метеорологических условий не исчерпывается осенним периодом и может быть распространено и на другие сезоны. С этой позиции объяснение прямой связи между подвижностью зверьков и осадками как следствия изменения активности насекомых, данное С. Боровским и А. Денелем (Borowski, Dehnel, 1952), представляется сомнительным. Гораздо логичнее точка зрения В. А. Попова (1960), Е. Мистковской и Д. Сидоровича (Mystkowska, Sidorowicz, 1961), согласно которой дождь как «регулятор отлова» действует на зверьков через микроклимат приземного яруса. Видимо, осадки «выживают» бурозубок из убежищ, затрудняют добычу корма, что и определяет повышенную активность бурозубок после дождей и более частую попадаемость их в ловчие канавки.

Отличия в подвижности землероек в разных биотопах связаны прежде всего с распределением запасов пищи. В более кормных местообитаниях (например, в лиственном лесу) подвижность зверьков была ниже, чем в бедных кормом биотопах. Это прекрасно объясняет тот факт, что при крайне низкой численности бурозубок в чистом лишайниковом сосняке мы все же ловили там в канавки довольно много зверьков.

Высокая лабильность пространственной структуры популяции и закономерная годовая и сезонная смена типов поселения в связи с динамикой численности в равной мере свойственны

и всему населению мелких млекопитающих изучаемого региона, и каждому из рассматриваемых видов. Вместе с тем конкретный тип пространственной структуры популяции и процесс ее трансформации во времени имеют у различных видов свои особенности. Например, для популяций куторы, лесной мышовки, полевки-экономки, полевой мыши, мыши-малютки и домовый мыши более характерен инсультарный тип пространственной структуры (по классификации В. Е. Флинта, 1970, 1972), отличающийся стабильно мозаичным распределением поселений, для красной полевки – калейдоскопический (термин Ю. В. Ковалевского и Э. И. Коренберга, 1974), главная особенность которого заключается в регулярном перемещении участков повышенного обилия зверьков, а для темной и рыжей полевки и всех видов бурозубок – пульсирующий; при годовой и сезонной перестройке типа поселения с мозаичного на диффузный и обратно сохраняется сеть постоянных элементарных поселений в стадиях переживания. Все это отражает смешанный характер фауны, разнообразие ландшафтов и динамичность природных условий Карелии. Но поскольку пульсирующий тип пространственной структуры популяции присущ большинству таежных видов мелких млекопитающих, и притом видам наиболее многочисленным и широко распространенным, можно, следовательно, говорить о специфичности его для всего населения землероек и грызунов лесной зоны.

Прогрессирующее антропогенное воздействие на природные комплексы Приладожья привело к характерным изменениям в составе животного населения этого своеобразного региона, в том числе и такого важного компонента биоценоза, как мелкие млекопитающие. Наряду с приобретением фауной более южного облика в результате появления новых западноевропейских видов (полевая мышь, мышь-малютка, обыкновенная полевка, и др.) и увеличения численности и расширения ареалов южных форм, заселивших Карелию в прошлом (рыжая полевка, малая бурозубка, лесная мышовка), сокращаются местообитания, пригодные для существования типичных северотаежных видов. При современных темпах хозяйственного освоения Приладожья многие из этих животных не успевают приспособляться к меняющейся экологической обстановке, что влечет за собой сокращение численности и области распространения и в итоге постепенное исчезновение ряда представителей сибирского таежного комплекса – лесной лемминг, красная и красно-серая полевки, средняя бурозубка и др. Все это приводит к перестройке видовой структуры современной фауны мелких млекопитающих Приладожья и к становлению нового фаунистического комплекса, характеризующегося более южным колоритом (в частности преобладанием в его составе фаунистических элементов широколиственных лесов), качественной бедностью (за счет выпадения ряда северотаежных видов) и несущего отчетливые черты разнообразных и весьма существенных антропогенных воздействий.

Динамика численности популяций и ее причины

Проблеме изменений численности мелких млекопитающих посвящена обширная литература. Обзор ее не входит в наши задачи, отметим только, что единой общепринятой теории динамики численности до сих пор нет. Большинство авторов рассматривает численность животных как итог трех явлений – размножения, смертности и миграций, находящихся под контролем внешних условий. Однако, соглашаясь с тем, что численность вида определяется сложным комплексом взаимосвязанных причин, действие которых различно на разных этапах ее движения, исследователи по-разному оценивают роль экзогенных и эндогенных факторов и нередко пытаются выделить среди них какой-то один «основной» фактор, более других ответственный за многолетние изменения численности видов. В одних случаях главную и даже единственную причину динамики численности видят в авторегуляции на основе стресса, в других – основную роль отводят кормовым или метеорологическим условиям, совершенно игнорируя внутривидовые явления. Изучение литературы и собственные многолетние исследования убеждают нас в том, что обе эти крайние точки зрения в равной мере ошибочны.

Первая не учитывает разнообразия авторегуляторных механизмов и их тесной связи с другими, в том числе экзогенными факторами, ориентированности популяционного контроля на комплекс внешних и внутренних условий и того, что эти механизмы имеют смысл лишь как защитный буфер, посредник между популяцией и окружающей средой. Они вызываются к жизни внешними факторами и в значительной мере корректируются ими.

Главной задачей авторегуляции служит сглаживание, компенсация экзогенных воздействий, однако нивелировать их полностью обычно не удается. Кроме того внешние условия нередко сами контролируют численность популяции и необходимость в авторегуляторных процессах в этих случаях отпадает. По мнению Т. В. Кошкиной (1966, 1967 б), механизмы популяционного регулирования, связанные с повышением плотности, выработались в процессе эволюции не у всех видов грызунов. Такая авторегуляция может быть действенной и тонкой в популяциях доминирующего вида лесных полевок в оптимальных условиях, при относительно устойчивых запасах корма, но может и не играть существенной роли у некоторых видов, которые обитают в условиях ограниченности и неустойчивости кормовых ресурсов и большой гибели животных от внешних факторов.

Однако, как показывают наши исследования, этот вывод нуждается в уточнении. Авторегуляторные механизмы не являются, строго говоря, видовым признаком. У одного и того же вида, например у красной полевки, они могут отсутствовать или присутствовать в зависимости от того, в каких условиях он существует. Эти механизмы реализуются на уровне популяции, и характер их проявления связан с ее состоянием и плотностью населения. Популяции, живущие в условиях оптимума и обладающие высокой численностью, как правило, имеют весьма совершенные авторегуляторные механизмы. На периферии же ареала популяции малочисленны и не нуждаются в популяционном контроле. С этой ролью успешно справляются климатические и кормовые факторы, конкуренты, хищники и т. п. Здесь вырабатывается другой тип адаптации, направленный на мобилизацию всех потенциальных резервов воспроизводства с тем, чтобы компенсировать высокую смертность, обусловленную неблагоприятной экологической обстановкой. Мы убеждены, что уже в самой популяционной структуре, и следовательно в любой популяции, заложены возможности авторегуляции численности. Но вот реализуются ли эти возможности и в какой форме – всецело зависит от плотности и организации популяции.

Вместе с тем сводить механизм изменений численности популяций лишь к одному влиянию внешних факторов без учета внутривидовой авторегуляции неправильно. Динамика численности населения представляет интегрированный результат воздействия среды не на простую сумму пассивно воспринимающих это воздействие организмов, а на сложную, многоструктурную, особым образом организованную систему, обладающую целым комплексом групповых адаптивных реакций, способных ослабить или изменить направление внешних воздействий. Динамика численности популяции отражает историю и весь ход противоречивых взаимоотношений популяции с окружающей средой. И в этих взаимоотношениях в равной мере участвуют как внешняя среда, так и приспособительные компенсаторные механизмы популяции. Поэтому противопоставлять их друг другу или, тем более, игнорировать одну из сторон динамического взаимодействия среды и популяции одинаково неверно.

Анализ многолетней динамики численности различных представителей мелких млекопитающих (рис. 13, 14) позволяет сделать некоторые общие заключения. Прежде всего обращает внимание известная асинхронность в ритмах годовых изменений численности у ряда изучаемых видов землероек и грызунов. Уже только это заставляет отказаться от поисков единого фактора, регулирующего численность популяций многих видов. Таких универсальных факторов вообще не существует, поскольку изучаемые формы экологически не идентичны и могут по-разному реагировать на одни и те же условия. Несогласованность хода динамики численности у отдельных видов мелких млекопитающих связана со специфичностью как самого процесса, так и обуславливающих его факторов. Некоторые второстепенные виды грызунов и землероек испытывают прямое или косвенное воздействие со стороны доминантов, и годовые изменения их численности в значительной мере обусловлены состоянием популяций господствующих видов. Важную роль в этих процессах играют территориальные отношения (вытеснение подчиненного вида в менее благоприятные места обитания), но имеют значение и видовые различия в стойкости к абиотическим и биотическим факторам среды. Например, для землероек и лесной мышовки как зверьков с крайне несовершенной терморегуляцией особенно губительны холодные малоснежные зимы. В то же время лесные полёвки менее чувствительны к этому фактору, и колебания их численности обусловлены другими причинами. Отсюда и видовые различия в ходе динамики численности.

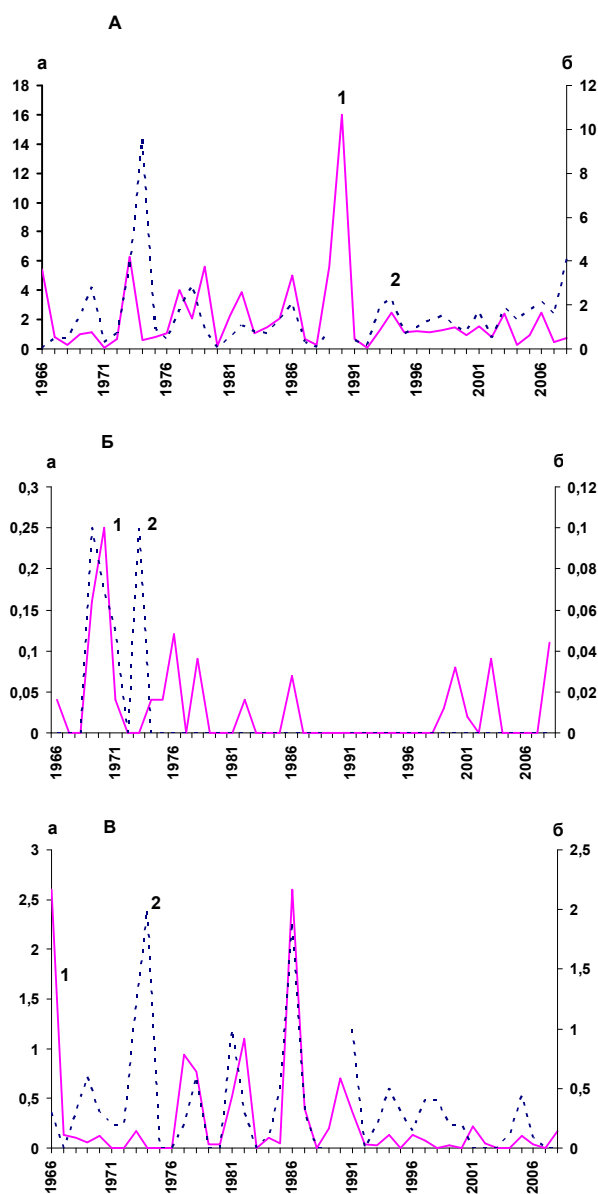


Рис. 13. Динамика численности фоновых видов мелких лесных грызунов: А – рыжей, Б – красной, В – темной полевоек. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б – численность, экз. на 10 канавко-суток; 1 – отлов ловушками, 2 – отлов канавками

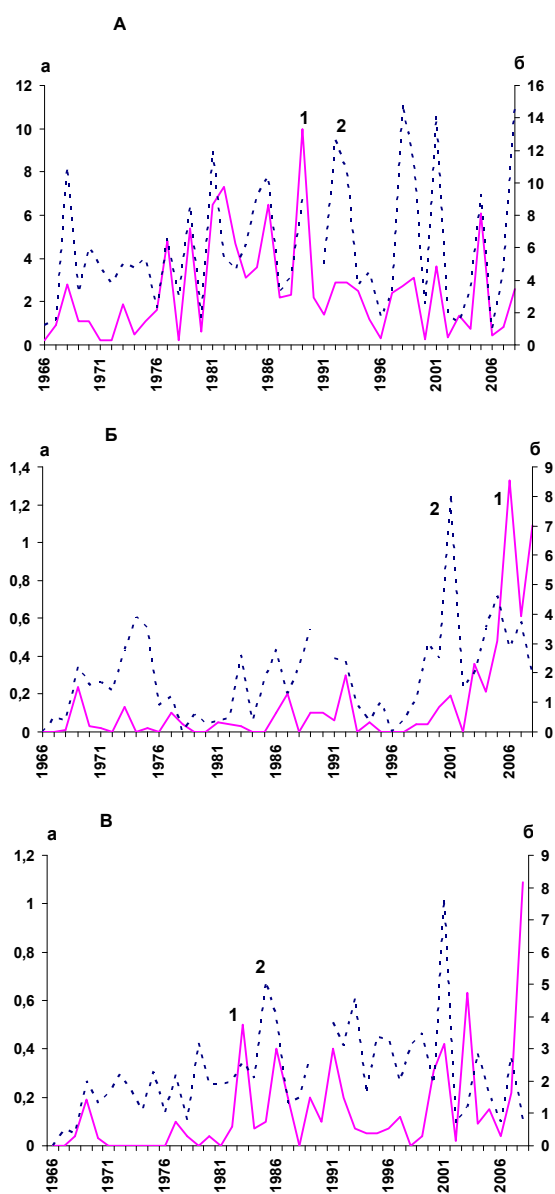


Рис. 14. Динамика численности фоновых видов землероек-бурозубок: А – обыкновенная, Б – средняя, В – малая бурозубки. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б – численность, экз. на 10 канавко-суток; 1 – отлов ловушками, 2 – отлов канавками

Можно привести и другой пример. В Карелии среди комплекса факторов, определяющих численность красной полевки, основное значение имеет давление со стороны доминирующей рыжей полевки. Именно поэтому подъемы численности красной полевки приходятся на депрессию рыжей и наоборот (рис. 13). Сопоставление численности красной полевки с зимними и весенними погодными условиями указывает на наличие определенной связи: массовому размножению во всех случаях предшествовали холодные зимы и весны с температурами на 2–6° ниже средних многолетних (1957, 1962–1963, 1968–1969, 1969–1970 гг.). Однако эта связь косвенная и причиной подъема численности красной полевки служат не сами холодные сезоны, а их отрицательное воздействие на доминанта. Красная полевка – более холодостойкий вид, чем рыжая, и сами по себе морозные зимы ей

не страшны. Что же касается урожаев семян, с которыми нередко связывают изменения численности красной полевки (Башенина, 1968 и др.), то этот фактор также лимитирует в первую очередь численность доминанта. К тому же красная полевка – эврифаг и при неурожае семян легко переходит на питание другими кормами.

Несинхронность изменений численности землероек и грызунов также объясняется как различной чувствительностью видов к одинаковым внешним воздействиям, так и тем, что плотность их популяций находится под контролем разных факторов. Из-за значительной зимней смертности весеннее размножение бурозубок обычно начинается с самой низкой плотности, тогда как численность лесных полевок, и в частности рыжей, лимитируется в основном весенне-летними метеорологическими условиями и внутривидовыми факторами и обычно нарастает в течение двух или более лет подряд.

Сложная полифакторная обусловленность колебаний численности таежных популяций мелких млекопитающих – главная причина отсутствия четкой периодичности в этих колебаниях. Различны амплитуды годовых изменений численности, промежутки между ее «пиками» и депрессиями, длительность цикла и отдельных его фаз. Это не позволяет говорить о правильных ритмах типа осцилляций, но сам факт периодичности колебаний численности в виде закономерной, хотя и без строгой регулярности, смены подъемов и депрессий не вызывает сомнений.

В итоге проведения статистического (гармонического и компонентного) анализа многолетних изменений численности мелких млекопитающих Приладожья (Ивантер, Коросов, Якимова, 2008) для грызунов удалось выявить хотя и не очень четкий, но все же периодизм в 3–5 лет, тогда как для бурозубок характерен долговременный тренд: повышение численности к семидесятым годам с последующим снижением. Это говорит о том, что хотя в целом периодические компоненты в рядах динамики численности мелких млекопитающих региона и выражены (правда, в основном у грызунов), но проявляются они довольно слабо.

Изменения численности рыжей полевки на протяжении 45 лет свидетельствуют о значительной амплитуде годовых колебаний численности вида (рис. 13). Максимальные показатели превышают минимальные в несколько десятков раз, причем даже за смежные годы численность изменялась в 10–20-кратном размере. Подъемы численности (им соответствуют среднегодовые показатели отлова 3–8 экз. на 100 ловушко-суток) и глубокие, обычно более длительные депрессии повторяются с интервалом в 2–5 лет.

Максимальная продолжительность пика – 3 года, минимальная – 1, депрессии – от 1 до 5 лет. Общая длительность цикла – 3–7 лет. Сопоставление этих данных с литературными позволяет сделать заключение об отсутствии сходного ритма в колебаниях численности одноименных видов в различных частях ареала. Сопряженность хода динамики численности рыжей полевки удастся подметить только для Лапландии, Карелии и отчасти юго-восточной Финляндии (Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Ивантер, 1975; Skaren, 1972), но и здесь синхронность не полная. На остальной территории аналогий еще меньше. Не совпадают по годам подъемы и падения численности, различна амплитуда колебаний, неодинакова длительность цикла и отдельных его фаз. Нередко одни и те же годы (например, 1940, 1949, 1953, 1955, 1958, 1959, 1963, 1968 и др.) оказываются в разных географических пунктах то периодами глубоких депрессий, то высоких пиков. Даже по отдельным частям таких сравнительно однородных территорий, как Эстония, Белоруссия, Волжско-Камский край, годы высокой и низкой численности не всегда совпадают и она часто изменяется в противоположных направлениях (Паавер, 1954; Попов, 1960; Терехович, 1966). Тем более не удастся выявить сходного ритма в колебаниях численности у разных видов на какой-либо достаточно обширной территории.

Все это затрудняет выделение для лесных полевок и землероек «зон сходной динамики численности» и дифференциацию циклов на «большие» и «малые», как это сделано для ряда луговых, полевых и степных видов мышевидных грызунов (Виноградов, 1934; Башенина, 1962; Максимов, 1964 и др.). Свойственные каждой из рассмотренных популяций отчетливые всплески численности соответствуют «малым волнам». Они имеют локальный характер, не проявляют широкой географической синхронности, согласованности у отдельных видов и четкой периодичности и вызываются местными причинами. Что же касается «больших волн» размножения и их регулярной повторяемо-

сти, то у мелких млекопитающих таежной зоны они или вообще отсутствуют, или, по крайней мере, выражены очень слабо.

Большой интерес представляет вопрос о закономерных географических отличиях в размахе годовых колебаний численности видов. В нашем распоряжении имеются собственные и литературные данные об уровне и амплитуде годовых колебаний численности рыжей полевки, относящиеся к разным частям ареала (Заблоцкая, 1957; Паавер, 1957; Панина, Мясников, 1960; Попов, 1960; Теплов, 1960; Штильмарк, 1961; Зыкова, Зыков, 1967; Окулова, Кошкина, 1967; Ковалевский и др., 1969; Олсуфьев и др., 1970; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Стадучин, 1970; Тупикова, Коновалова, 1971; Kalela et al., 1971; Tast, Kalela, 1971; Skaren, 1972 и др.). Если распределить эти регионы по зонам оптимума и пессимума, то в первую попадают Удмуртия (средний за ряд лет показатель летне-осенней численности 12,0 экз. на 100 ловушко-суток; размах колебаний в среднем 1:8), Окский заповедник (12,1; 1:12), Тульская обл. (22,0; 1:8), Эстония (34,0; 1:3,3), южнотаежные леса Кировской обл. (17,8; 1:1,6), Приокско-Террасный заповедник (15,1; 1:10), Таллермановское лесничество (13,2; 1:15), Московская обл. (13,0; 1:5,5) и чернично-зеленомошные леса юго-восточной Финляндии (13,2; 1:11), а в зону пессимума – Лапландия (7,2; 1:29), Карелия (2,2; 1:35), Печоро-Илычский заповедник (6,4; 1:28), Татария (4,7; 1:18), Северный Урал (1,8; 1:16), Кемеровская обл. (2,2; 1:25) и Северная Финляндия (1,2; 1:22). Все это говорит о том, что в зоне пессимума размах колебаний численности вида, как правило, выше, чем в зоне оптимума. В первом случае показатели учета изменяются по годам в 16–35 раз, во втором – в 1,6–15. Таким образом, наши данные (подробнее и в масштабах всего ареала вида они приведены нами в монографии «Европейская рыжая полевка», 1981 и в обзорной статье – Ivanter, Osipova, 2000) подтверждают известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) ареала плотность популяции не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в большем диапазоне (Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1948, 1972; Новиков, 1956; Ходашова, 1966; Майр, 1968; Haldane, 1956; и др.). Вслед за Д. Кристианом (Christian, 1970) мы склонны рассматривать это как приспособление к расселению вида в процессе его дальнейшей эволюции. В условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном внешними факторами. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности популяция более устойчива. Она находится в стабильно благоприятных условиях и вооружена более совершенными и эффективными механизмами адаптивной регуляции, приводящими плотность населения в соответствие с «емкостью угодий». В то же время некоторые исследователи (Башенина, 1962, 1972; Голикова, Ларина, 1966) придерживаются противоположного взгляда на географическую изменчивость динамики численности популяций и считают, что она заключается в уменьшении высоты и частоты подъемов в условиях пессимума, а максимальные амплитуды присущи оптимальной части ареала.

Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию новым территориям, образованию новых популяций и даже видов. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную «готовность» вида к эволюционным преобразованиям в ответ на изменения среды, т. е. в конечном счете страхует вид от вымирания, придает ему стойкость посредством генетической и экологической лабильности.

Известно, что значение отдельных факторов в динамике численности популяций зависит от силы и характера их действия, а также от состояния популяции и констелляционного влияния всей совокупности элементов среды. По существу ни один фактор, взятый в отдельности, не может быть основной и, тем более, единственной причиной колебаний численности не только у нескольких видов или разных популяций одного вида, но даже у одной и той же популяции. Это, однако, не исключает возможности выделения в конкретных экологических условиях и на определенных фазах цикла одного или нескольких ведущих факторов, ответственных за динамику численности популяции. Но действие этих факторов всегда комплексно, взаимообусловлено и изменчиво в зависимости от плотности популяции и всей совокупности условий ее существования.

Для выяснения причин изменений численности рыжих полевок мы сопоставили отдельные годы исследований, сгруппировав их по уровню численности популяции (табл. 5). Анализ приведенных материалов позволяет заключить, что среди многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности полевок сроки наступления весны, температура, сумма осадков в конце весны – начале лета и урожай семян хвойных деревьев. Годы высокой летне-осенней численности отличались ранним наступлением весенних явлений, теплой и умеренно влажной погодой в мае и хорошим урожаем семян сосны и ели в предшествующую осень. Размножение популяции проходило на этом фоне особенно интенсивно. Уже в июне в репродукцию вступали прибылые ранних выводков, благоприятная погода способствовала лучшей выживаемости молодняка, и численность полевок к концу лета резко возрастала. Наоборот, в годы с поздней, затяжной и холодной весной (1952, 1961, 1965, 1971) размножение начиналось позднее и протекало при неблагоприятных трофических условиях (неурожай семян, слабая вегетация и выгорание зеленой растительности в связи с недостатком влаги в июне – июле). В результате оно отличалось низкой интенсивностью и не компенсировало высокой смертности животных.

Таблица 5

Экологическая характеристика периодов низкой, средней и высокой летне-осенней численности рыжей полевки

Показатель	Годы низкой численности	Годы средней численности	Годы высокой численности
Численность полевок, экз. на 100 ловушко-суток	0,5 (0,1–0,8)	1,7 (1–2,5)	4,6 (3,1–8,1)
Среднесуточная температура, град.			
апреля	1,2 (-0,3 – +4,4)	2,6 (0,9 – 5,0)	1,3 (-1,4 – +3,6)
мая	6,3 (4,5 – 8,2)	8,1 (5,6 – 9,9)	9,0 (5,9 – 12,2)
июня	14,3 (11,7 – 16,6)	13,3 (10,5 – 15,2)	12,9 (11,4 – 16,0)
июля-августа	15,3 (13,8 – 18,6)	15,5 (13,0 – 17,7)	14,9 (13,9 – 16,1)
октября предшествующего года	3,6 (0,2 – 6,0)	3,0 (0 – 6,9)	3,0 (0,4 – 4,4)
ноября предшествующего года	-2,7 (-4,6 – +1,3)	-1,6 (-3,9 – +0,2)	-3,0 (-7,1 – +0,4)
предшествующей зимы (XII-II)	-8,4 (-13,7 – -4,1)	-9,5 (-12,4 – -4,1)	-9,1 (-14,7 – -3,7)
Дата установления устойчивого снежного покрова	26 XI (25 X – 12 I)	18 XI (1 – 26 XI)	19 XI (29 X – 25 XI)
Глубина снега в январе-феврале, см	37,6 (9 – 54,5)	47,1 (22 – 71,5)	42,5 (8,5 – 64,5)
Число дней с образованием приземной ледяной корки	6,4 (1 – 11)	2,9 (0 – 7)	1,4 (0 – 2)
Дата разрушения снежного покрова	7 IV (24 III – 21 IV)	3 IV (17 III – 18 IV)	1 IV (18 III – 12 IV)
Сумма осадков, мм			
за апрель-июнь	128,8 (70,9 – 200,2)	129,2 (74,3 – 170,5)	141,5 (96,9 – 221,9)
за июль-август	148,5 (97,3 – 254,4)	129,0 (60,4 – 242,5)	148,9 (87,6 – 235,6)
Урожай семян в предшествующем году, балл			
ели	1,8 (0 – 3,7)	1,3 (0 – 2,6)	2,2 (0 – 2,6)
сосны	1,5 (0 – 2,9)	1,8 (0 – 3,1)	2,9 (2 – 3,3)

Для численности полевок имеют значение и зимние условия существования – глубина снежного покрова и особенно ранние сроки его установления, способствующие лучшей сохранности уходящего на зимовку поголовья. Периодам высокой летне-осенней численности, как правило, предшествовали многоснежные мягкие зимы, а депрессиям – холодные с поздним установлением снежного покрова и оттепелями с последующими морозами, вызывающими образование приземной ледяной корки. Неблагоприятны для зверьков затяжные осенние дожди, чередующиеся с заморозками и мокрым, быстро стаивающим снегом. Не менее критическим оказывается и период весеннего снеготаяния, особенно возвраты холодов после разрушения снежного покрова. Осенью и весной организм животного, и прежде всего механизмы терморегуляции, находятся в стадии перестройки, и полевки в этот период особенно чувствительны к неблагоприятным внешним воздействиям. Значительное число лет наблюдений позволило провести дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки (табл. 6). Вычисленные этим методом показатели свидетельствуют о том, что каждый из факторов в отдельности не оказывает решающего воздействия на рост численности полевок. Исключение составляют три фактора – среднесуточная температура мая, сроки наступления весны и урожай семян сосны, сила влияния которых достаточ-

но велика (35–61 %) и статистически достоверна ($p > 0,95$). Это позволяет рассматривать их в качестве ведущих, но далеко не единственных в комплексе причин, определяющих рост численности таежных популяций рыжих полевок. Вместе с тем следует иметь в виду, что совпадение хода численности полевок с урожайностью семян сосны может быть обусловлено не столько значением последних в питании грызунов (т. е. прямой причинной связью), сколько тем, что оба эти явления контролируются одними и теми же экологическими факторами (прежде всего метеорологическими) и поэтому изменяются параллельно, хотя непосредственно между собой не связаны.

Таблица 6

Дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки

Фактор	Показатель силы влияния (η^2)	Показатель достоверности влияния (F)	Степень достоверности влияния (p)
Среднесуточная температура			
апреля	0,11	0,9	<0,95
мая	0,61	15,7	>0,999
июня	0,23	3,1	<0,95
Сумма осадков за апрель-июнь	0,08	0,8	<0,95
Сроки наступления весны (по разрушению снежного покрова и переходу температур через 0 и 5°)	0,35	4,3	>0,95
Глубина снежного покрова в предшествующую зиму (январь – март)	0,04	0,5	<0,95
Среднесуточная температура декабря – февраля	0,06	0,6	<0,95
Урожай семян за предшествующий год:			
ели	0,03	0,5	<0,95
сосны	0,41	5,6	>0,95
Урожай ягод черники и брусники	0,02	0,4	<0,95
Урожай грибов	0,01	0,3	<0,95

Связь численности с осадками более сложная и неоднозначная, отчего и не улавливается дисперсионным методом. Для полевок, по-видимому, одинаково неблагоприятны как слишком засушливые годы с суммой осадков за апрель – июнь менее 75 мм, так и дождливые, с суммой более 150 мм, особенно если дождливая весна характеризуется одновременно низкими температурами. Например, в годы с суммой осадков за апрель – июнь более 150 и менее 110 мм улов зверьков составил в среднем 1,4 и 1,6 на 100 ловушко-суток, а в годы с суммой 110–150 мм – 2,7. Что же касается остальных рассмотренных факторов, то не обнаружение их влияния методом дисперсионного анализа отнюдь не означает отсутствие такового в действительности. Эти факторы действуют во взаимосвязанном комплексе, представляют собой сложное неоднозначное явление, и каждый из них в отдельности неспособен вызвать эффект, достаточно сильный для того, чтобы его можно было уловить формальным статистическим приемом. Тем не менее они способны ослаблять или усиливать действие решающих факторов, а иногда и сами становятся таковыми.

Анализ полученных данных позволяет сделать вывод о том, что в условиях тайги численность мелких млекопитающих находится под контролем сложного сочетания целого ряда экзогенных и эндогенных факторов. Все они действуют в неразрывном комплексе, и выделить из них главные практически невозможно. К тому же результат их действия неоднозначен и зависит от состояния популяции, ее численности и структуры, а также от стадии цикла и особенностей биоценоза. Всю совокупность факторов среды вместе с плотностью популяции, ее структурой и «емкостью угодий» мы объединяем в понятие «экологическая ситуация» и считаем, что именно на нее, а не на отдельные факторы, следует ориентироваться при прогнозировании численности видов.

К числу важнейших и постоянно действующих факторов динамики численности мелких млекопитающих относят климатические условия (Свириденко, 1935; Фалькенштейн, 1939; Калабухов, 1947; Формозов, 1947; Наумов, 1948; Формозов, 1948; Поляков, 1950; Попов, 1960; Турьева, 1961; Башенина, 1962, 1968; Окулова, 1986; Окулова, Катаев, 2003; Kalala, 1962; Klomp, 1962; Myrberget, 1974; Жигальский, 1994; Сафронов, 1983 и др.). Значение этого фактора для таежных популяций землероек и грызунов подтверждают и наши данные. Особенно чувствительны к воздействию погоды

землеройки-бурозубки и лесные мышовки, численность которых находится в прямой зависимости от глубины снежного покрова. Связь численности землероек с условиями перезимовки прослеживается и при сопоставлении ее с температурой в лесной подстилке, на поверхности почвы и разных ее глубинах (Ивантер, 1975, 1976). Зимние условия существования небезразличны и для изменения численности полевых (особенно темной и экономки), однако большую роль играют метеорологические условия в переходные (весенний и осенний) периоды, когда организм животного находится в стадии перестройки и особенно нестоек по отношению к неблагоприятным внешним воздействиям. В таежной зоне для мелких зверьков очень важны ход весенних явлений и сумма температур мая. Ранняя теплая и умеренно влажная весна стимулирует раннее размножение популяций, обеспечивает массовое участие в нем прибылых полевых и способствует их выживаемости. Напротив, поздняя дождливая и холодная весна задерживает размножение, увеличивает смертность и сокращает число выводков у самок до одного – двух. В том, что именно весенние условия существования ответственны за высокие подъемы численности темной полевки, легко убедиться, сопоставляя между собой отдельные годы наблюдений. Судя по датам перехода среднесуточных температур через 0 и 5°, срокам наступления некоторых фенологических явлений (начало зеленения березы, волчьего лыка, цветения ольхи и ряда травянистых растений, появление первых комаров, пробуждение травяной лягушки и др.) и среднемесячным температурам в апреле – мае, ранняя и теплая весна отмечалась в Карелии в 1950, 1951, 1957, 1963, 1966, 1967 и 1973 гг., а затяжная и холодная – в 1954, 1955, 1958, 1960, 1961, 1965 и 1971 гг. Если сгруппировать эти годы по уровню размножения и летне-осенней численности темных полевых, то состав групп не изменится: годы с ранней и теплой весной окажутся одновременно годами подъема численности, а годы с поздней, затяжной и холодной весной – годами депрессий.

Кормовые условия, о влиянии которых на динамику численности мышевидных грызунов общаются многие зоологи (Виноградов, 1934; Наумов, 1948; Формозов, 1948; Снигиревская, 1954; Кулаева, 1956; Теплов, 1960; Ткаченко, 1962; Ходашова, 1966; Зыкова, Зыков, 1967; Башенина, 1968; Бромлей, Костенко, 1970; Zejda, 1970, 1976; Tast, 1972, 1984; Henttonen, 1983; Bergeron, 1997, и др.), в условиях таежного Северо-Запада, по-видимому, играют менее существенную роль в связи с проявляющимся у большинства видов тяготением к многоядности и переключением на однообразные, но массовые виды пищи (Ивантер, 1975, 1976). Зависимость колебаний численности популяций от обилия и качества корма имеют место в основном у семенных грызунов (мышей) и в гораздо меньшей степени у рыжей полевки.

В условиях таежной зоны многие мелкие млекопитающие, и в первую очередь мышевидные грызуны, служат важным кормом для хищников (лисицы, лесной куницы, горностая, хоря, норка, сарычей, пустельги и др.), численность которых, как показали наши наблюдения в Карелии (Ивантер, 1965, 1969, 2008; Данилов, Ивантер, 1967; Данилов, 1968, 2005), зависит от обилия их жертв в природе. Однако эта связь односторонняя. Плотность населения мелких грызунов оказывает лимитирующее влияние на хищников, но сама изменяется независимо от деятельности последних. Таким образом, мы присоединяемся к исследователям, считающим, что в северных лесах значение хищников-миофагов в регулировании популяций их жертв более чем скромно и совершенно затуманено воздействием иных, более существенных факторов (Наумов, 1948; Формозов, 1948; Башенина, 1968; S. Sulkava и P. Sulkava, 1967; Myllymäki, 1971; Zhigalski, 1993, и др.).

Некоторые авторы указывают на роль гельминтов как фактора, лимитирующего численность землероек (Borowski, Dehnel, 1952; Buckner, 1969; Okhotina, Nadtochy, 1970). Однако, на наш взгляд, прямая связь между численностью гельминтов и плотностью популяции зверьков отражает не зависимость хозяина от паразита, а зависимость паразита от хозяина. При высокой плотности популяции землероек создаются условия, способствующие распространению инвазии.

В настоящее время уже ни у кого не вызывает сомнения существование в популяциях млекопитающих специфических компенсаторных механизмов, действующих по принципу отрицательной обратной связи и приводящих систему популяция – среда к оптимальному равновесию. В этом одно из главных преимуществ популяционной организации вида и важнейшее условие его успешного существования. Вместе с тем исследования на разных объектах и в разных географических условиях показывают, что как сами корректирующие механизмы, так и формы их реализации отличаются

большой сложностью и неоднозначностью. Они связаны с экзогенными факторами и служат лабильным буфером, посредником между популяцией и окружающей средой. Процессы автоматического регулирования численности популяций изучены еще недостаточно, но ясно, что они далеко не исчерпываются нейрогуморальными реакциями в ответ на изменения плотности. Помимо стресса, в регулировании численности популяции принимают участие и другие аспекты ее экологической организации (в понимании К. Петрусевича (Petrusewicz, 1966)). Среди них большое значение имеют возрастная и половая структура популяций, их генотипический состав и динамика генофондов, экологическая (иерархическая) и пространственная организация популяций и др.

Наиболее четко выраженную популяционную авторегуляцию мы обнаружили у рыжих и темных полевков, т. е. у видов с весьма лабильной и сложной возрастной структурой и высоким темпом репродукции. Механизмы регуляции численности отличаются у них большой сложностью, многообразием, гибкостью и совершенством и реализуются главным образом через различную степень включения в размножение молодых зверьков (изменение скорости их полового созревания). Иллюстрацией может служить табл. 7, отражающая изменения основных показателей размножения рыжей полевки в зависимости от уровня весенней численности популяции.

Таблица 7

Показатели размножения рыжей полевки в годы с разным уровнем весенней численности популяции

Возрастные группы	Месяц	Годы низкой весенней численности и интенсивного нарастания ее к осени	Годы средней весенней численности и среднего темпа нарастания ее к осени	Годы высокой весенней численности и слабого ее нарастания к осени
Размножалось в момент поимки, %				
Зимовавшие	Май	100	94,1	66,6
	Июнь	100	100	71,4
	Июль	84,6	90,7	72,7
	Август	93,7	76,9	50,0
Прибылые ранних выводков	Июнь	50,0	37,5	14,3
	Июль	64,8	68,2	40,0
	Август	87,1	84,6	53,3
	Сентябрь	36,4	56,2	60,0
Прибылые поздних выводков	Август – сентябрь	4,6	2,6	5,0
Средняя плодовитость				
Зимовавшие	Май – август	6,1 ± 0,21	5,8 ± 0,1	5,5 ± 0,28
Прибылые	Июнь – сентябрь	7,0 ± 0,12	5,4 ± 0,1	5,9 ± 0,23
Смертность за месяц, % от численности в предыдущем месяце				
Зимовавшие	Апрель – сентябрь	7–25	20–34	25–86
Прибылые ранних выводков	Июнь – октябрь	5–20	18–33	16–72
Доля самцов, %				
Прибылые	Июнь – сентябрь	56,2	61,7	66,1
χ^2		7,9	52,0	12,7

Нетрудно видеть, что годы с низкой исходной численностью отличались наиболее полным участием в размножении зимовавших и особенно прибылых полевков, которые в этой ситуации созревают гораздо быстрее и в большем числе, чем при высокой плотности весенней популяции. В итоге они приносят больше выводков за сезон и общая «занятость» их в размножении достигает максимальных показателей. Наоборот, в годы высокой весенней численности размножение полевков очень сильно заторможено как за счет яловости отдельных зверьков, так и вследствие снижения числа выводков у всех или большинства самок. Аналогичная закономерность проявляется и в конце сезона размножения, но уровень позднелетней и осенней репродукции ориентирован не на весеннюю, а на летнюю плотность популяции. Вот почему в годы интенсивного нарастания численности к июлю – августу сентябрьское и октябрьское размножение оказывается заблокированным и репродукция популяции завершается раньше.

Величина выводка также находится в обратной зависимости от уровня весенней плотности популяции, что подтверждается не только данными табл. 7, но и дисперсионным анализом. Вычис-

ленный этим методом показатель силы влияния уровня численности на плодовитость взрослых самок равен 58 %. Не исключено, что это результат адаптивного стресса, увеличивающего эмбриональную смертность, снижающего овуляцию и имплантацию. Однако снижение плодовитости самок может быть и непосредственно связано с ухудшением экологических условий вследствие высокой плотности популяции, не отвечающей ресурсам местообитания («емкости угодий») и вызывающей их истощение. Таким образом, стресс – безусловно, не единственный, а в наших условиях даже не главный механизм популяционного автоконтроля.

Зависит от плотности популяции и смертность зверьков. В пользу этого свидетельствуют более высокий темп отмирания зимовавших и размножающихся молодых полевок в годы высокой весенней численности и снижение смертности при низкой исходной плотности (табл. 7).

Иная картина наблюдается в популяциях второстепенных видов и особенно в малочисленных популяциях, живущих в таежной зоне на периферии видовых ареалов. В этих случаях популяционная регуляция почти не выражена, плотность населения никогда не бывает большой и лимитируется непосредственным воздействием факторов внешней среды, включая и конкуренцию с доминирующими видами (Кошкина, 1967а, б, 1971). Авторегуляторные механизмы, по-видимому, ориентированы на некую среднюю «норму» численности, определяемую для каждой конкретной популяции «емкостью угодий». Последняя зависит от наличия и доступности корма, мест для размножения, абиотических условий и меняется синхронно с ними. При росте численности зверьков или резком ухудшении экологических условий, снижающем «емкость угодий», баланс между плотностью популяции и ресурсами местообитания нарушается и в ответ на это включаются адаптивные механизмы автоконтроля, приводящие плотность популяции к оптимальному уровню, соответствующему продуктивным возможностям местообитания. Таким образом, популяционная регуляция не только разворачивается на фоне конкретных экологических условий, но и вызывается к жизни этими условиями. Поэтому с полным правом можно говорить о неразрывном единстве внешней и внутренней регуляции численности популяций.

Рост популяции, несомненно, может быть лимитирован факторами среды, действующими или через физиологические адаптивные механизмы, или независимо от них, особенно в локальных популяциях (Christian, 1963, 1971). Например, недостаток пищи может усилить внутривидовую конкуренцию и тем самым увеличить активность адаптивных физиологических механизмов. Во всех случаях эндокринно-поведенческая обратная связь регулирует плотность популяций, если еще раньше в действие не вступают внешние факторы (климат, пища и др.), «независимые от плотности», но и тогда нейрогуморальное, по давлению размножения все же в какой-то мере проявляется.

Следует иметь в виду, что у разных видов землероек и грызунов популяционные механизмы авторегуляции проявляются по-разному. Например, у лесной мышовки, характеризующейся низким темпом воспроизводства и медленным нарастанием численности, они вообще не обнаружены. Численность популяций этого вида снижается в основном за счет экзогенных факторов, легко предотвращающих угрозу перенаселения. У землероек регуляция численности осуществляется через снижение индивидуальной плодовитости и в меньшей степени – путем выключения из размножения части взрослых самок (уменьшение у них числа помётов) и перестройку половой структуры популяции (Ивантер, 1975). В то же время у этих животных, весьма чувствительных к прямому воздействию климатических условий и отличающихся средним темпом нарастания численности (из-за позднего полового созревания молодняка), способность к популяционному автоконтролю весьма ограничена, и он реализуется в основном через изменение уровня смертности, а не размножения. Функцию регулятора достаточно успешно выполняют у них внешние факторы, и, кроме того, рост численности популяций землероек начинается весной с минимальных показателей, что сильно задерживает своевременное включение популяционного тормоза.

В изученных нами популяциях мелких грызунов обнаружена довольно сложная возрастная структура – существование и закономерная смена нескольких генераций, отличающихся разной скоростью полового созревания, участием в размножении и соответственно различной ролью в воспроизводстве популяций (Ивантер, 1970, 1974а, б, 1975). Широкая лабильность возрастной структуры и ориентированность ее на определенный уровень численности популяции и «емкость угодий» определяют ее значение в качестве важнейшего регулятора плотности населения грызунов. При ни-

зой численности зверьков в размножение включаются все прибылые ранних выводков, а при высокой – только часть их, остальные ведут себя так же, как и прибылые поздних выводков: медленно растут и не размножаются в год рождения. Таким образом, при низкой плотности популяция способна мобилизовывать все воспроизводительные ресурсы, весь потенциал размножения, а при высокой – затормаживать репродукцию за счет адаптивной перестройки возрастной структуры. Такой путь авторегуляции гораздо совершеннее, эффективнее и экономичнее, чем контроль через изменение величины выводка или смертности, и в популяциях рыжих и серых полевок играет, очевидно, главную роль (Ивантер, 1975, 1976).

Необходимо отметить географические особенности популяционного автоконтроля. Известно, что роль экзогенных факторов – внешней и, особенно, абиотической среды – возрастает, а иногда приобретает и доминирующее значение для популяций на периферии ареалов (Наумов, 1945, 1948). В соответствии с этим снижается роль эндогенных факторов, в том числе внутривидовых отношений, на которых базируются компенсаторные механизмы. Кроме того, в условиях пессимума плотность популяций гораздо ниже, чем в центре ареала, что также ограничивает возможности авторегуляции. Поэтому в северных популяциях широко распространенных видов действие авторегуляторных адаптивных механизмов проявляется гораздо слабее, чем в условиях стабильно высокой плотности населения вида. Оно обнаруживается обычно лишь в годы резких подъемов численности, в остальное время динамическое равновесие между населением зверьков и ресурсами местообитания достигается действием внешних факторов и эмиграцией, а потери компенсируются высокой репродуктивной способностью северных популяций. Следовательно, если в данный момент или в какой-либо местности в популяции не обнаруживается действие авторегуляторных механизмов, то это еще не значит, что они вообще отсутствуют и что «теория авторегуляции» неверна. Но, с другой стороны, универсализация представлений об адаптивном стрессе и зависимых от плотности факторах и замена ими «старых» теорий о контролирующей роли абиотической и биотической среды не менее ошибочна. Популяция и окружающая ее живая и неживая среда находятся в сложных сбалансированных отношениях, что достигается у разных видов и в разных частях ареала различными путями в зависимости от складывающейся экологической ситуации. И к изучению этих сложных, динамичных и противоречивых явлений нельзя подходить с односторонних позиций.

Популяционная авторегуляция служит важнейшей экологической адаптацией, точнее, комплексом адаптаций, способствующих оптимальной стабилизации численности и процветанию населения вида. В то же время, являясь продуктом приспособительной эволюции, эти механизмы увеличивают специализацию вида, его «пригнанность» к среде и в известной мере ограничивают возможности его дальнейшей эволюции. По мнению Д. Кристиана (Christian, 1970), виды, подверженные всплескам размножения и периодически достигающие высокой плотности популяции, более пригодны для заселения новой среды и эволюции в ней, чем те виды, которые обладают чутким и эффективным механизмом регуляции численности в зависимости от плотности популяции и могут застопорить рост численности еще при низком уровне ее. Автор объясняет это тем, что у видов с несовершенной авторегуляцией происходит частое выселение соподчиненных особей в худшие местообитания, а там проходит более интенсивный отбор. Если распространить этот вывод на отдельные популяции одного и того же вида, то станет ясной специфическая роль периферийных популяций как передовых форпостов в эволюции и расселении видов.

Как показал многофакторный анализ динамики популяции рыжей полевки (Ивантер, Жигальский, 2000), участие в размножении и половое созревание молодых зверьков этого вида в Карелии определяется состоянием населения в предшествующие годы и в данный период времени, совокупным действием погодных условий и биологической спецификой сезонных генераций (табл. 8). В разные фазы репродуктивного цикла действие каждой группы факторов неоднозначно. В начале сезона размножения численность перезимовавших и их зимняя выживаемость определяются погодными условиями. Даже в июне их вклад в общую объясняемую дисперсию достигает 84 %. Состояние популяции осенью предыдущего года в значительно меньшей степени может воздействовать на популяционные процессы, хотя в центральных популяциях рыжей полевки погодные условия и составы населения осенью обладают примерно равными по силе воздействиями (Ивантер, 1975, 1981).

Таблица 8

**Оценка влияния эндо- и экзогенных факторов (% от объясняемой дисперсии),
воздействующих на популяцию рыжей полевки Приладожья**

Популяционная характеристика	Эндогенные факторы в момент времени		Экзогенные факторы		% объясняемой дисперсии от общей
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
Июнь					
Численность перезимовавших полевков	17,8	0,0	79,9	0,0	97,7
Зимняя выживаемость	3,9	0,0	87,8	0,0	91,7
Июль					
Доля размножающихся 1–2-месячных самок	6,2	38,8	7,0	0,0	52,0
Доля неполовозрелых 1–2-месячных самок	7,1	63,6	8,1	0,0	78,8
Доля неполовозрелых 1–2-месячных самцов	41,2	29,6	11,9	0,0	82,7
Общая доля размножающихся самок	15,6	66,9	5,4	0,0	87,9
Общая доля неполовозрелых самок	4,6	74,5	1,4	0,0	80,5
Общая доля неполовозрелых самцов	45,7	22,5	13,2	0,0	81,4
Численность размножающихся самок	8,3	54,2	26,4	0,0	88,9
Август					
Доля размножающихся 1–2-месячных самок	63,1	15,6	7,7	0,0	86,9
Доля неполовозрелых 1–2-месячных самок	12,6	31,0	48,9	0,0	92,5
Доля неполовозрелых 1–2-месячных самцов	33,8	21,6	28,1	0,0	83,5
Общая доля размножающихся самок	25,7	19,9	28,2	0,0	73,8
Общая доля неполовозрелых самок	20,0	41,5	27,6		89,1
Общая доля неполовозрелых самцов	28,1	37,8	19,5		85,4
Численность размножающихся 1–2-месячных самок	9,5	81,3	3,5		94,3
Численность неполовозрелых самцов	13,5	31,6	43,0		88,1

Условия существования рыжей полевки в Приладожье далеки от оптимальных, о чем свидетельствует низкий уровень ее численности и высокая смертность зверьков как в осенне-зимней, так и в летний периоды. В экологическом центре ареала, где емкость угодий достаточно высока, в отдельные годы также наблюдаются спады численности, но там они бывают редко, тогда как в Карелии это достаточно частое явление. В то же время если популяция, обитающая в оптимальных условиях, способна за один или два сезона размножения увеличить численность до очень высоких значений, то в Карелии этого не происходит. Одной из причин низкой численности полевков в начале репродуктивного периода может быть их высокая зимне-весенняя смертность. Даже в годы, когда поголовье грызунов возрастает к осени, зиму переживает только его треть. В то же время в оптимуме ареала благополучно перезимовывают около половины зверьков. Кроме того, не только при низком, но и при достаточно высоком репродуктивном потенциале во все летние месяцы численность видового населения из-за высокой летней смертности прибылых полевков не может достичь высокого уровня. Это позволяет отнести рыжую полевку Карелии к животным, регулирующим свою численность по r-типу (высокой репродуктивной активности сопутствует высокая смертность). В других популяциях этого вида регулирование численности осуществляется в большей мере через изменение доли участвующих в размножении молодых полевков. Вероятно, характерное для мая-июня ухудшение погоды и слабая обеспеченность кормами в условиях Карелии в большей степени влияют на смертность полевков, чем на репродуктивный потенциал популяции. В результате в карельской популяции существенно возрастает в это время роль погодных факторов. Между тем численность и состав населения полевков в июне очень мало влияют на популяционные явления в этом месяце.

В июле интенсивность размножения полевков в заметно большей степени связана с внутривидовыми процессами. При этом более половины изменчивости репродуктивной активности молодых полевков является следствием изменений численности и состава населения в июне (49 % от общей контролируемой дисперсии равной 77 %). Колебания температуры воздуха и количества осадков в это время оказывают незначительное воздействие на репродукцию популяции, и их доля в общей дисперсии не превышает 8 %.

В августе главенствующие позиции в изменении популяционных явлений по-прежнему занимают внутривидовые факторы. Правда, выделить среди них наиболее весомые очень сложно, так как на разные популяционные характеристики и в разной мере оказывает влияние то предшествующее состояние популяции, то ее состояние в настоящее время. При рассмотрении общего распределения долей действующих факторов хорошо видно, что численность и состав населения в предыдущий и настоящий момент времени, а также климатические условия разделили всю объясняемую дисперсию на три равные части, в связи с тем нет оснований отдавать предпочтение какой-либо одной из них. У полевок, обитающих в центральных частях ареала, в августе несомненно доминируют предшествующие популяционные состояния, а роль погодных условий незначительна. В условиях же Карелии климатические факторы определяют в это время треть общей изменчивости репродуктивной активности. В летние месяцы реакция самцов на все воздействия несколько иная, чем у самок. Определяющими для самцов в начале лета по-прежнему остаются метеорологические условия. В июле влияние эндогенных факторов выше, чем экзогенных, главные из них – численность и структура населения в предыдущие месяцы. В августе процессы полового созревания и активность размножения самцов определяются в основном внутривидовыми ситуациями в предыдущие и настоящий промежутки времени, но несколько больший вклад в изменение размножения самцов вносит предыстория популяции. Погодные условия в августе влияют на размножение самцов с такой же эффективностью, как и на самок.

Таким образом, в изучаемой популяции рыжей полевки интенсивность размножения зверьков весной, их выживаемость в осенне-зимний период и общая численность населения связаны, главным образом, с демографической ситуацией в популяции осенью предшествующего года и условиями зимовки (кормовыми и погодными). В течение репродуктивного периода процессы размножения определяются, в основном, внутренними факторами, и лишь в его начале, когда значительная часть подходящей территории свободна, миграционные потоки могут играть роль эффективного регулятора численности. Однако в процессе размножения биотопы постепенно заполняются и поток мигрантов резко сокращается, вследствие чего на всей площади, занятой популяцией, доминирующими в регуляторных процессах становятся внутривидовые механизмы. Погодные условия, исключая катастрофические и аномальные явления, в этот период не оказывают сколько-нибудь значимого влияния на популяционные процессы.

Во второй половине сезона размножения (после сезонного пика) стратегия популяции – снижение скорости полового созревания сеголеток и формирование группы зверьков, уходящих в зиму и служащих основой нового репродуктивного цикла. Поэтому сезонные явления главным образом определяют скорость полового созревания молодняка, а интенсивность размножения взрослых по-прежнему связана с плотностью и структурой популяции. К осени влияние погодных условий на репродуктивный потенциал популяции вновь возрастает.

Вместе с тем на северной периферии ареала особое значение приобретает ландшафтная гетерогенность территории, выполняющая роль главного стабилизирующего фактора, поддерживающего оптимальный уровень и темпы воспроизводства популяции. Изучение биотопических группировок рыжей полевки в Приладожье, их структуры и динамики во времени и пространстве выявило неоднозначную роль различных биотопов, в частности коренных и производных ландшафтов в жизни популяции. Так, если зелено-мошные ельники и травяные хвойные леса (сосновые и особенно еловые) служат для вида основными местообитаниями круглый год и населены стабильными по составу, хотя и немногочисленными группировками животных, то производные биотопы, и прежде всего зарастающие вырубki и участки мелколесья, представляют для них временные, хотя и весьма важные местообитания, значение которых повышается лишь в годы подъемов численности. С этим связан выявленный нами специфический характер движения численности вида в коренных и антропогенных биотопах: при общей синхронности многолетних колебаний в трансформированных ландшафтах они гораздо более резкие, чем в коренных лесах, где численность популяции более стабильна, хотя и держится на менее высоком уровне. Та же закономерность прослеживается и при анализе сезонных изменений численности зверьков. В коренных древостоях нарастание численности от весны к осени идет обычно более умеренными темпами и равномернее, чем в антропогенном ландшафте, куда при интен-

сивном размножении популяции в массе выселяются зверьки из соседних лесных биотопов. В результате численность полевков возрастает здесь быстрее и резче, причем в тем большей мере, чем активнее протекает репродукция популяции в целом. Напротив, в годы низкого уровня размножения численность зверьков в элементах антропогенного ландшафта увеличивается в основном за счет местного, обычно немногочисленного поголовья, и нарастание ее к концу беснежного сезона нередко даже менее выражено, чем в коренных биотопах. Таким образом, в коренных местообитаниях численность полевков более устойчива и колебания ее менее резкие, сглаженные, а в трансформированных – наоборот, население зверьков крайне нестабильно и испытывает резкие флуктуации численности по годам и особенно сезонам. Благодаря этому популяция в целом приобретает необходимую динамичность и интегрированную стойкость к воздействию неблагоприятных факторов среды.

Итак, численность рыжик полевков Приладожья находится под контролем большого числа факторов, среди которых наиболее существенны демографический состав популяции в предыдущий и настоящий моменты времени, состояние популяций совместно обитающих видов, а также погодные и кормовые условия зимнего периода.

Иерархия их вкладов в изменения численности и структуры популяции определяется качеством местообитаний, положением популяции в ареале вида и сезоном года (Ивантер, 1975; Жигальский, Бернштейн, 1989). Вместе с тем максимальные влияния на полевков указанных факторов разделены во времени. В осенне-зимний период и в начале сезона размножения большую роль играют экзогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла – эндогенные. При этом экзогенные факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников, конкуренция и др.) определяют верхний предел оптимальной для данных условий плотности, а внутривидовые механизмы приводят численность в соответствие с уровнем, адекватным этим условиям.

Отражая количественную сторону взаимоотношений популяций со средой, динамика численности представляет итог борьбы за существование в ее широком понимании (Наумов, 1963). В известном смысле это процесс адаптивный, в котором популяция выступает как саморегулируемая система, стремящаяся к оптимальной стабилизации и подвижному равновесию с ресурсами местообитания. В качестве особой формы популяционной адаптации динамика численности обеспечивает приспособление популяции к меняющимся условиям существования, в ходе которого, при постоянном восстановлении и нарушении их взаимного баланса, разрешаются противоречия между популяцией и окружающей средой. Чем выше и стабильнее численность популяции, тем, следовательно, лучше ее приспособительные возможности и совершеннее регуляторные механизмы. В этих случаях изменения численности приобретают характер правильно чередующихся ритмов небольшой частоты и амплитуды. Но так ведут себя популяции, занимающие оптимум ареала (Наумов, 1963).

Иначе обстоит дело в таежной зоне, где многие виды имеют северный предел распространения. Здесь численность популяций невысока и очень изменчива, во-первых, потому, что они недостаточно вооружены компенсаторными механизмами и не могут их реализовывать в условиях низкой плотности, и, во-вторых, в связи с крайним непостоянством и аритмией внешних факторов, оказывающих на слабо защищенную популяцию многообразное, сильное и неоднозначное воздействие. В связи с этим автоматизм и четкая периодичность флуктуаций сменяются на таежном Северо-Западе неправильным, «рваным» ритмом, отражающим неравномерные изменения всей системы популяция – среда в целом. Этим же можно объяснить расхождения в ходе движения численности у территориально близких популяций и отдельных видов, в разной степени чувствительных к непосредственному влиянию внешних условий. Следовательно, и в данном случае процесс приспособления таежных популяций к экстремальным и изменчивым северным условиям идет не по пути стабилизации, что поставило бы их перед угрозой вымирания, а в направлении выработки максимальной лабильности. Видоспецифичность динамики численности, асинхронность ее хода даже у экологически близких форм позволяют успешно сосуществовать на одной территории популяциям многих видов землероек и грызунов и в конечном счете способствуют более полному и рациональному использованию ими многообразных ресурсов биоценоза.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: МГУ, 1962. 307 с.
- Башенина Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Учен. зап. Пермск. Гос. пед. ин-та. Т. 79. Пермь, 1968. С. 3–44.
- Башенина Н. В. Основные пути адаптации мышевидных грызунов // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1972. 49 с.
- Бромлей Г. Ф., Костенко В. А. Взаимосвязи лесных грызунов в кедром корейским в лесах среднего и южного Сихотэ-Алиня // Мелкие млекопитающие Приамурья и Приморья. Владивосток, 1970. С. 183–180.
- Виноградов Б. С. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР. Л.: АН СССР, 1934. 168 с.
- Воронцов Н. Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевков (*Clethrionomys Tilesius*) европейского северо-востока // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 29. Л., 1961. С. 101–136.
- Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Кузякин В. А. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
- Голикова В. Л., Ларина Н. И. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР // Материалы по грызунам. Вып. 8. М.: МГУ, 1966. С. 28–43.
- Данилов П. И. Биология и хозяйственное значение куных в Карелии // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1968. 26 с.
- Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии. М.: Наука, 2005. 345 с.
- Данилов П. И., Ивантер Э. В. Лесная куница в Карелии // Учен. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. Т. 15, вып. 4, 1967. 39–57.
- Жигальский О. А. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1989. 49 с.
- Жигальский О. А., Бернштейн А. Д. Оценка факторов, определяющих динамику популяций рыжей полевки в северной лесостепи // Экология. Вып. 1, 1989. С. 13–21.
- Заблоцкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедн., 1957. Т. 1. С. 170–241.
- Зыкова Л. Ю., Зыков К. Д. Динамика численности мышевидных грызунов Окского заповедника в период с 1952 по 1963 г. // Тр. Окск. гос. заповедн., 1967. Т. 7. С. 87–111.
- Ивантер Э. В. Фауна охотничьих животных Карелии, пути ее обогащения и использования // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 27 с.
- Ивантер Э. В. Материалы по биологии и численности лисицы в Карельской АССР // Учен. зап. Петрозаводск. гос. ун-та, 1969. Т. 17, вып. 4. 32–47.
- Ивантер Э. В. О структурно-популяционных адаптациях животных (на примере европейской рыжей и красной полевков Карелии и Удмуртии // Научн. конф. биологов Карелии. Петрозаводск, 1970. С. 53–56.
- Ивантер Э. В. О популяционной регуляции численности млекопитающих // Первый междунаrodn. конгресс по млекопитающим. Т. 1. М., 1974 а. С. 57–65.
- Ивантер Э. В. Общие популяционно-экологические особенности и пути адаптации мелких млекопитающих северо-западной тайги // Научн. конф. биол. Карелии, посвящ. 250-летию АН СССР. Петрозаводск, 1974 б. С. 67–71.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э. В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 95–112.
- Ивантер Э. В. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245–267.
- Ивантер Э. В. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. 296 с.
- Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн., 2000, том 79, № 8. С. 976–989.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В. Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Приладожья // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1983. С. 72–99.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии. Петрозаводск: ПетрГУ, 1992. 164 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Млекопитающие как биологические индикаторы экологических нарушений // Проблемы экологической токсикологии. Петрозаводск. 1988. С. 83–92.

Ивантер Э. В., Коросов А. В., Якимова А. Е. Статистический анализ многолетних изменений численности мелких млекопитающих северо-восточного Приладожья // Тр. Петрозавод. гос. ун-та, серия биол. Вып. 2, 2008. С. 5–24.

Ивантер Э. В., Макаров А. М., Грищенко А. Е. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих Приладожья // Тр. Карельск. научн. центра РАН. Вып. 4. Петрозаводск, 2003. С. 227–238.

Калабухов Н. И. Динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн., 1947. Т. 25, вып. 6. С. 923–931.

Керзина М. Н. Влияние рубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М., 1956. С. 217–304.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И. Пространственная структура популяций лесных мышевидных грызунов в природных очагах болезней человека // Природноочаговые инфекции и инвазии. Вильнюс, 1974. С. 112–115.

Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Елесина Ф. С. Мелкие млекопитающие очагов клещевого энцефалита в Удмуртской АССР // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилежащих областях. Ижевск, 1969. 189 с.

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Материалы по грызунам. Вып. 8. М.: МОИП, 1966. С. 5–27.

Кошкина Т. В. Экологическая дифференциация вида на примере красной полевки тайги Салаирского края // Acta theriol., 1967 а. Т. 12. В. 11. С. 39–48.

Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности грызунов // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1967 б. Т. 72. Вып. 6. С. 144–152.

Кошкина Т. В. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1971. Т. 76. Вып. 1. С. 96–110.

Кулаева Т. М. Сравнительная экология рыжих полевок Татарской АССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 23 с.

Кучерук В. В. Хозяйственная деятельность человека и ее воздействие на грызунов // Влияние антропогенных факторов на формирование зоогеографических комплексов. 1970. Ч. 1. С. 84–86.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 797 с.

Максимов А. А. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.-Л.: Наука, 1964. 251 с.

Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журн. общ. биол., 1945. Т. 6. № 1. С. 37–52.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: АН СССР, 1948. 203 с.

Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих каналов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1955. Т. 9. С. 179–202.

Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 533 с.

Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Высшая школа, 1972. С. 18–97.

Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М.: МГУ, 1956. С. 6–165.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука. 248 с.

Окулова Н. М., Катаев Г. Д. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) в разных частях ареала // Зоол. журн., 2003. Том 82. № 9. С. 1095–1111.

Окулова Н. М., Кошкина Т. В. К зоологической характеристике ландшафта черновой тайги // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967. С. 243–252.

Олсуфьев Н. Г., Доброхотов Б. П., Дунаева Т. Н. О влиянии заповедности территории на природные очаги и инфекции // Зоол. журн., 1970. Т. 49. Вып. 11. 1210–1219.

Паавер К. Л. Материалы по экологии и практическому значению европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в Эстонской ССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1954. 24 с.

Паавер К. Л. О перенаселениях в популяциях лесных мышевидных грызунов в Эстонской ССР в связи с динамикой их численности // Изв. АН Эст. ССР, серия биол., 1957. № 2. С. 155–174.

Панина Т. В., Мясников Ю. А. Динамика численности и размножение рыжей полевки в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Зоол. журн., 1960. Т. 39. Вып. 11. С. 1707–1715.

- Поляков И. Я. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятий по предотвращению их вредоносности в европейской части СССР и Закавказье. Автореф. дис. докт. биол. наук. Л., 1950. 49 с.
- Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960. 468 с.
- Сафонов В. Г., Плешак Т. В. Опыт стационарного изучения динамики населения мелких млекопитающих на концентрированных лесосеках // Тр. ВНИИОЗ. Киров, 1976. Вып. 26. С. 76–83.
- Сафронов В. М. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука СО, 1983. 157 с.
- Свириденко П. А. Факторы, ограничивающие численность мышевидных грызунов // Учен. зап. МГУ, 1935. Т. 4. Биол. Вып. 1.
- Свириденко П. А. Роль деятельности человека в накоплении и ограничении численности лесных мышевидных грызунов // Зоол. журн., 1945. Т. 24. Вып. 6. С. 823–831.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевок // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970. Т. 75. Вып. 2. С. 11–26.
- Снигиревская Е. М. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 24 с.
- Соломонов Н. Г. Опыт изучения популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 1971. 38 с.
- Стадухин О. В. Материалы по численности грызунов и бурозубок тайги Северного Урала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970. Вып. 2. С. 46–49.
- Теплов В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Илыч. заповедн., 1960. Вып. 8. С. 5–221.
- Терехович В. Ф. Экология европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в Белоруссии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1966. 23 с.
- Ткаченко В. И. Колебания численности мышевидных грызунов в лесах Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. заповедн., 1962. Вып. 4. С. 86–99.
- Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотажных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов, 1971. Вып. 10. С. 145–171.
- Турьева В. В. Очерк фауны мышевидных грызунов Коми АССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1961. 36 с.
- Фалькенштейн Б. Ю. Некоторые эколого-географические закономерности динамики численности мышевидных грызунов // Защита растений, 1939. Вып. 18. С. 45–59.
- Флинт В. Е. Типы пространственной структуры популяций у мелких млекопитающих // Популяционная структура вида у млекопитающих. М.: МГУ, 1970. С. 161–163.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1972. 48 с.
- Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Материалы по грызунам. М.: МОИП, 1948. Вып. 3. С. 3–110.
- Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 7–37.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1963. 132 с.
- Штильмарк Ф. Р. Подвижность и перемещение грызунов в Теллермановской дубраве // Сообщ. Лаб. лесоведения АН СССР, 1961. Вып. 3. С. 46–58.
- Borowski S., Dehnel A. Materialy do biologii Soricidae // Ann. Univ. M. Curie-Sklod., 1952. Sect. C. Vol. 7. N 6. P. 305–448.
- Buckner C. H. Some aspects of the population ecology of the Common Shrew, *Sorex araneus*, near Oxford, England // J. Mamm. 1969. Vol. 50. N 2. P. 326–332.
- Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiological regulation of population growth // Physiological mammalogy, 1963. Vol. 1. New York and London. Acad. Press.
- Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution // Science, 1970. Vol. 168. 3927.
- Christian J. J. Population density and reproductive efficiency // Biol. Reprod., 1971. Vol. 4. N 3. P. 248–294.
- Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection // Proc. Roy. Soc. London (B), 1956. Vol. 145.
- Henttonen H. Winter weight strategies of six sympatric cyclic microtine rodents in Finnish Lapland // Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., 1983.

- Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of the bank vole in the eastern part of its distribution range // Polish Journal of ecology, 2000. Vol. 48. P. 179–195.
- Kalela O. On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // Ann. Acad. Sci. fenn. (A IV), 1962. V. 66. P. 1–38.
- Klomp H. The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations // Arch. Neerland. Zool., 1962. Vol. 15, N 1. P. 68–109.
- Myllymaki A. Introduction to population ecology and its applications to the control of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) // EPPO Public., 1971. A, Vol. 63. P. 241–254.
- Myrberget S. Vaeret som. Synkroniserende factor for smagnagersvingninger // Medd. Statens viltunders. 1974. Ser. 2, N 42. S. 1–14.
- Mystkowska E.T., Sidorowicz J. Influence of weather on captures of Micromammalia // Acta theriol. 1961. Vol. 5. P. 263–273.
- Okhotina M., Nadtochy E. Effect of *Mammanidula asperocutis* Sadovskaja in Skrzabin, Sihobalova et Sulc, 1954 (Nematoda), on the population size of shrews of genus *Sorex* // Acta parasitol. Polonica, 1970. V. 18. N. 8. P. 17–31.
- Petrusewicz K. Dynamics, organization and ecological structure of population // Ecol. Polska, 1966. A. Vol. 14. N 25. P. 17–49.
- Skaren U. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, eastern Finland during eleven years // Ann. zool. Fenn., 1972. V. 9. N 3. P. 147–152.
- Sulkava S., Sulkava P. On the small mammal fauna of Southern Ostrobothnia // Aquilo, zool. 1967. Vol. 5. P. 32–39.
- Tast J. Influence of the root vole *Microtus oeconomus* (Pallas) upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in Northern Finland // Suomalais tiedekat. Toimituks, 1968. Vol. A 4. N 136. 23 p.
- Tast J. Annual variations on the weights of wintering root voles, *Microtus oeconomus*, in relation to their food conditions // Ann. zool. Fenn., 1972. Vol. 9, N 2. P. 34–46.
- Tast J. Winter success of root voles, *Microtus oeconomus*, in relation to population density and food conditions at Kilpisjärvi, Finnish Lapland // Spec. Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist., 1984. Vol. 10. P. 59–66.
- Tast J., Kalela O. Comparisons between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland // Suom. Tiedtakat. Toimituks, ser. A, 1971. V. 4. N 186. P. 1–14.
- Zeida J. Ecology and Control of *Clethrionomys glareolus* Schreber in Czechoslovakia // Public EPPO, 1970. Ser. A. N 58. P. 101–105.
- Zeida J. Small mammals in certain forest type groups in southern Moravia // Zool. Listy, 1973. V. 22. N 1. P. 1–13.
- Zhigalki O.A. Factorial analysis of population dynamics in rodents // Polish ecological studies, 1993. V. 18. P. 1–158.

4.2.3. Ресурсные виды

Объекты исследований

Тажные леса, покрывающие Европейский Север, не отличаются разнообразием растительности и сложностью структур слагающих их биотопов, соответственно, весьма ограничен и состав охотничьих животных, их населяющих, особенно охотничьих зверей. Их список время от времени менялся, поскольку в него то вводили, то исключали те или иные виды, исходя из охотоведческих, природоохранных и экономических соображений. Кроме того, в составе фаунистических комплексов тех или иных территорий в результате акклиматизации, а также естественного расселения появляются новые виды зверей.

Наиболее полный список охотничьих зверей таежной зоны Европейского Севера России можно найти в книге – «Охотничьи звери и их промысел» (1970), изданной коллективом исследователей Западного отделения ВНИИОЗ. Он включает 32 вида, представляющих 6 отрядов, но в нем нет 2 видов Китообразных, которые в недалеком прошлом служили объектами промысла в Белом море. Таким образом, общее число охотничьих зверей, обитающих на земле и в водах Европейского Севера России, составляет 34 вида.

Отряд¹ Насекомоядные – *Insectivora*

Семейство Кротовые – *Talpidae*

Крот – *Talpa europaea* L.

¹ Систематика дается по таковой, принятой в сводке – «Млекопитающие фауны СССР» 1963. М.-Л. Изд. АН СССР.

Отряд Зайцеобразные – *Lagomorpha*

Семейство Заячьи – *Leporidae*

Заяц-беляк – *Lepus timidus* L.

Заяц-русак – *Lepus europeus* L.

Отряд Грызуны – *Rodentia*

Семейство Летяги – *Pteromyidae*

Белка-летяга – *Pteromys volans* L.

Семейство Беличьи – *Sciuridae*

Обыкновенная белка – *Sciurus vulgaris* L.

Семейство Бобры – *Castoridae*

Бобр европейский – *Castor fiber* L.

Бобр канадский – *Castor canadensis* Kuhl

Семейство Мыши – *Muridae*

Серая крыса – *Rattus norvegicus* Berk.

Семейство Хомякообразные – *Criceti*

Водяная полевка – *Arvicola terrestris* L.

Ондатра – *Ondatra zibethica* L.

Отряд Китообразные – *Cetacea*

Семейство Дельфиновые – *Delphinidae*

Белуха – *Delphinapterus leucas* Pall.

Морская свинья – *Phocaena phocaena* L.

Отряд Хищные – *Carnivora*

Семейство Собачьи – *Canidae*

Волк – *Canis lupus* L.

Обыкновенная лисица – *Vulpes vulpes* L.

Песец – *Alopex lagopus* L.

Енотовидная собака – *Nycterious procionoides* Gray

Семейство Медвежьи – *Ursidae*

Бурый медведь – *Ursus arctos* L.

Семейство Куньи – *Mustelidae*

Ласка – *Mustela nivalis* L.

Горностай – *Mustela erminea* L.

Лесной хорек – *Mustela putorius* L.

Европейская норка – *Mustela lutreola* L.

Американская норка – *Mustela vison* Briss.

Лесная куница – *Martes martes* L.

Росомаха – *Gulo gulo* L.

Барсук – *Meles meles* L.

Выдра – *Lutra lutra* L.

Семейство Кошачьи – *Felidae*

Рысь – *Felis lynx* L.

Отряд Ластоногие – *Pinnipedia*

Морской заяц – *Erignathus barbatus* Fabr.

Гренландский тюлень – *Pagophoca groenlandica* Erxl.

Кольчатая нерпа – *Pusa hispida* Schreb.

Отряд Парнокопытные – *Artiodactyla*

Кабан *Sus scrofa* L.

Косуля – *Capreolus capreolus* L.

Лось – *Alces alces* L.

Лесной северный олень – *Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.

Как было сказано, список этот непостоянен. Традиционно охотничьих зверей в нем насчитывается всего 25 видов. Три зверька – крот, водяная полевка и серая крыса стали использоваться, как пушные звери в прежнем СССР лишь в начале 1920-х – в 1930-е годы, а в 1980-е их перестали добывать и заготавливать. Пять видов – ондатра, американская норка, енотовидная собака, канадский и европейский бобры были акклиматизированы или расселились естественным путем по всем областям изучаемой территории. Кабан появился в северных областях (Карелия, Вологодская и Архангельская обл.) немногим более 30 лет назад. Первый заход косули зарегистрирован в окрестностях Петрозаводска в 1964 году, и хотя сейчас она все чаще встречается в разных районах Вологодской обл., Карелии, и даже проникает в Мурманскую обл., в список охотничьих зверей мы включили ее условно. А вот о заходах песца неизвестно уже более 40 лет. На значительной части ареала исчезла европейская норка. В настоящее время полностью охраняются белка-летяга, ласка, ладожская нерпа. Нет промысла китообразных на Белом море, недавно запрещена и добыча белька гренландского тюленя (2009 г.), а кольчатая нерпа и морской заяц добываются случайно. Таким образом, реально охотничьими остается лишь 20 видов зверей (Данилов, 2005). Именно им и посвящены последующие страницы этой главы книги.

Регулярные наблюдения мониторингового характера за состоянием популяций охотничьих зверей и птиц на всем Европейском Севере России были начаты в 1958 г. С этого времени ведутся регулярные учеты охотничьих животных, сначала на т. н. егерских участках, а с 1964 г. повсеместно. Наиболее полные данные за все минувшие годы удалось собрать по Карелии. Именно поэтому в последующем мы будем чаще иллюстрировать те или иные выводы и заключения материалами, полученными в этом регионе. Будут использованы также данные финских исследователей, по приграничным с Россией территориям, покрытым теми же бореальными лесами.

При изложении результатов мониторинга охотничьих животных мы решили представить их не в порядке ресурсно-экономической значимости или роли в охотничьем хозяйстве, а в соответствии с систематическим положением, за исключением зверей, чьи описания приводятся в подразделах – «Виды-индикаторы» и «Новые виды млекопитающих».

Основное внимание в видовых очерках уделено динамическим показателям состояния популяций – распространению, распределению, численности, экологической структуре, использованию.

Заяц-беляк – *Lepus timidus* L.

Распространение. Численность. Заяц-беляк распространен по всему Европейскому Северу России, но далеко не равномерно. Современный оптимум ареала беляка, по мнению В. В. Груздева (1969, 1974), это центральные области Европейской части России – территории наиболее высокой численности вида. С продвижением к северу плотность его населения снижается до минимальных значений в скальных и заболоченных сосняках Карелии, Мурманской и Архангельской областей, в лесотундре и тундре/

Распределение вида по территории в значительной мере зависит от уровня его численности. В годы высокой плотности населения зайцы встречаются повсеместно, а в годы пессимума их распределение приобретает мозаичный характер (рис. 15).

Биотопическое распределение. Распределение зайца-беляка изменяется по сезонам. При этом в среднетаёжных ландшафтах, коренным образом измененных многовековой хозяйственной деятельностью человека, отчётливо прослеживается сезонная смена стадий, как и в сходных с ними биотопах южнотаёжных и смешанных лесов. (Наумов, 1947; Новиков, Тимофеева, 1965; Юргенсон, 1968).

Осенью, после сезона размножения, зайцы предпочитают закрытые угодья – ельники и смешанные хвойно-лиственные леса. На них приходится 58 и 26,3 % всех случаев подъема зайцев при охоте с гончей собакой (n=224). Эти биотопы обладают хорошими защитными условиями, особенно важными во время осенней линьки и смены окраса животных, а также обилием одного из основных осенних кормов – кустарничков черники.

Зимой (январь) наибольшее число следов зайца-беляка отмечено в смешанных хвойно-лиственных лесах (61,8 на 10 км маршрута). В период первого гона (конец февраля – март) обилие следов заметно увеличивается в более открытых угодьях.

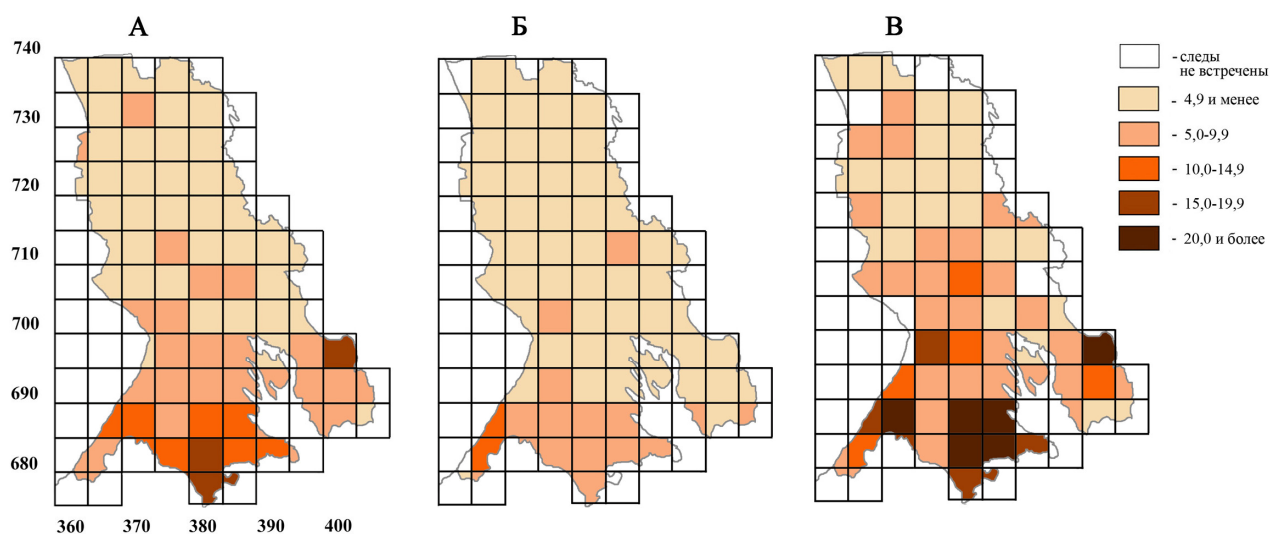


Рис. 15. Картограммы распределения зайца-беляка в Карелии в 1990-2010 гг.:
А – среднее, Б – год наименьшей, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута

В целом за зимний период наибольшее число встреч животных (27,7 %, $n=83$), жировок (39,3 %, $n=84$), лежек (33,2 %, $n=123$) и следов на 10 км маршрута (106,8) отмечено на окраинах полей и в лиственном мелколесье (рис. 16).

Весной, с началом активной вегетации трав, наибольшее число животных (82 или 55,8 % встреч) отмечено на лугах, лесных полянах и сенокосах, где наблюдаются массовые жировки зайца-беляка и проходит второй весенний гон животных. При круглосуточных наблюдениях на полях приходилось неоднократно встречать кормящихся, и гоняющихся зайцев.

Летом зайцы продолжают активно использовать луга и сенокосы (127 или 58,6 % встреч), которые в это время не только обладают прекрасными кормовыми достоинствами, но характеризуются и хорошими защитными свойствами, особенно для молодняка второй генерации. Они же служат основными выводковыми станциями беляка (56,3 % встреч выводков, $n=16$). В летний период значительно возрастает встречаемость зайца в сосняках (до 9,7 %), но сокращается в лиственном мелколесье и в смешанных лесах (до 4,1–6 %). В остальных биотопах её изменения менее значительны (рис. 16).

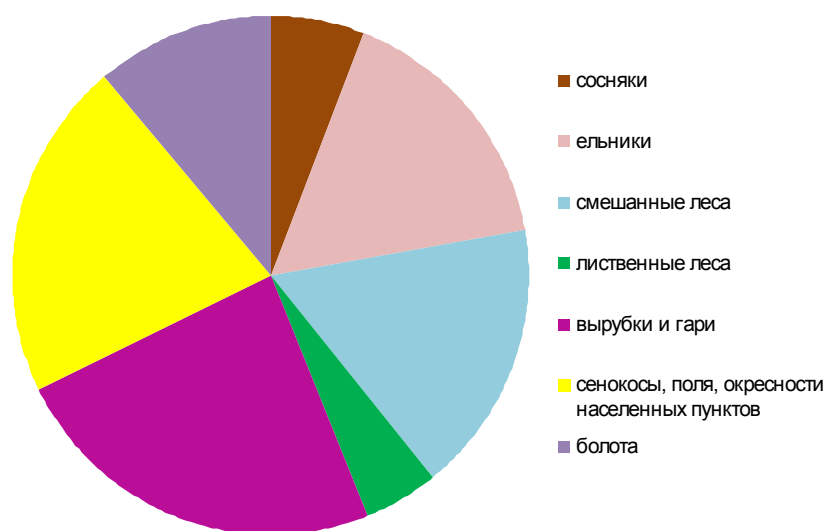


Рис. 16. Биотопическое распределение зайца-беляка в средней тайге (Карелия)

Наряду со смешанными хвойно-лиственными лесами, спелыми ельниками и лиственными лесами лиственное мелколесье относится к первостепенным кормовым станциям а вместе с ельниками и смешанными лесами служит основными местами дневок. Копки снега, главным образом в поисках травы и кустарничков черники, преобладают в лиственных лесах (41,1 %), на полях и сенокосах – 30,3 % (Белкин, 1978, 1979, 1982).

Характерная особенность Европейского Севера России – это огромное число водоёмов разного типа – от Белого моря и великих европейских озер – Ладожского и Онежского – до ламбушек площадью в 2–3 га. Тысячи километров их побережий и островов, представляют особый тип заячьих угодий. Они привлекают животных зимой обилием корма (ивовые кустарники вдоль уреза воды) и укрытиями в складках микрорельефа, заметенных снегом кустах и надувах снега. Зимой и лед озер играет специфическую роль в жизни животных. По льду они перемещаются на значительные расстояния, что способствует в какой-то мере поддержанию гетерогенности популяции, спасаются от наземных хищников, используя преимущество в скорости, имеют возможность осваивать новые кормовые станции. О том, что берега водоёмов весьма привлекательны для зайцев указывал еще С. П. Наумов (1947) для средней России, отмечая, что для выхода к берегам рек летом зайцы способны преодолевать большие – до 0,5 км открытые пространства речных пойм. Зимой нам случалось регистрировать такие «переходы» по полям, примыкающим к озерам, протяженностью до 1 км.

В северотаёжных лесах в биотопическом распределении животных преобладает приуроченность к антропогенным ландшафтам – полям и сенокосам, вырубкам 5–20 летней давности. Другая особенность стациального распределения беляка на севере региона – это слабо выраженная сезонная смена стадий. В крупных массивах однородных угодий, таких как северотаёжные беломошные, скальные или сфагновые сосняки и моховые болота сезонной смены стадий не происходит. Вместе с тем, именно здесь наиболее отчетливо проявляется маргинальный эффект или приуроченность животных к пограничным зонам биотопов. Это очень похоже на их существование в «станциях переживания» в период депрессии популяции. Очевидно, в условиях, близких к экологическому пессимизму именно границы биотопов становятся жизненно необходимы для выживания вида (Данилов, 2005). В таких угодьях, особенно зимой, у зайцев отчетливо выявляются места жировок и отдыха. Как правило, между ними образуются тропы, которые зайцы используют довольно регулярно особенно в период глубокоснежья. П. Б. Юргенсон (1968) назвал такие территории «станциями переходов» и отмечал, что хотя в этих местах следы беляков довольно многочисленны, ценности для зайцев они не представляют.

Динамика численности. Колебания численности зайца-беляка были предметом изучения многих исследований в разных частях его ареала. Для районов Европейского Севера России это явление обсуждалось в публикациях А. Н. Формозова (1935), С. П. Наумова (1939; 1947), М. Я. Марвина (1959), Э. В. Ивантера (1969), Г. А. Новикова и Е. К. Тимофеевой (1965), Г. А. Новикова (1970), Е. З. Когтевой и В. Ф. Морозова (1972), Т. П. Томиловой (1981), В. В. Белкина (1982; 1983; 2009), П. И. Данилова (2003; 2005), П. И. Данилова с соавторами (1978; 1998) и др.

Многие исследователи отмечают существование определенной периодичности колебаний численности зайца, и, называют продолжительность интервалов между пиками или падениями численности от 4–5 до 10–12 лет.

По данным бальной оценки численности зайца-беляка (сведения охотников-корреспондентов ВНИИОЗ) в крупных регионах, расположенных в северной (Карелия) и южной (Псковская обл.) тайге, прослеживается периодичность колебаний численности с продолжительностью цикла 9–11 лет, при размахе колебаний в средней и южной тайге вдвое превосходящем таковой в северной (рис. 17).

По данным заготовок шкурок пушных зверей пики численности вида приходились на 1928, 1939, 1950, 1962 гг., т. е. повторялись с периодичностью в 11–12 лет. Резкое сокращение закупок заячьих шкурок с середины 1960-х годов не позволяет проследить дальнейшую динамику численности вида на основании этого показателя. Здесь уместно использовать данные Зимнего маршрутного учёта животных, которые демонстрируют сходную картину: до конца XX века было три пика с периодичностью 10–11 лет: в 1962–1963, 1974 и в 1984 годах (рис. 17). После последнего пика отмечается стабильно низкая численность вида, по уровню характерная для периодов пессимума численности зайца в годы с выраженной цикличностью (Белкин, 2009, 2010).

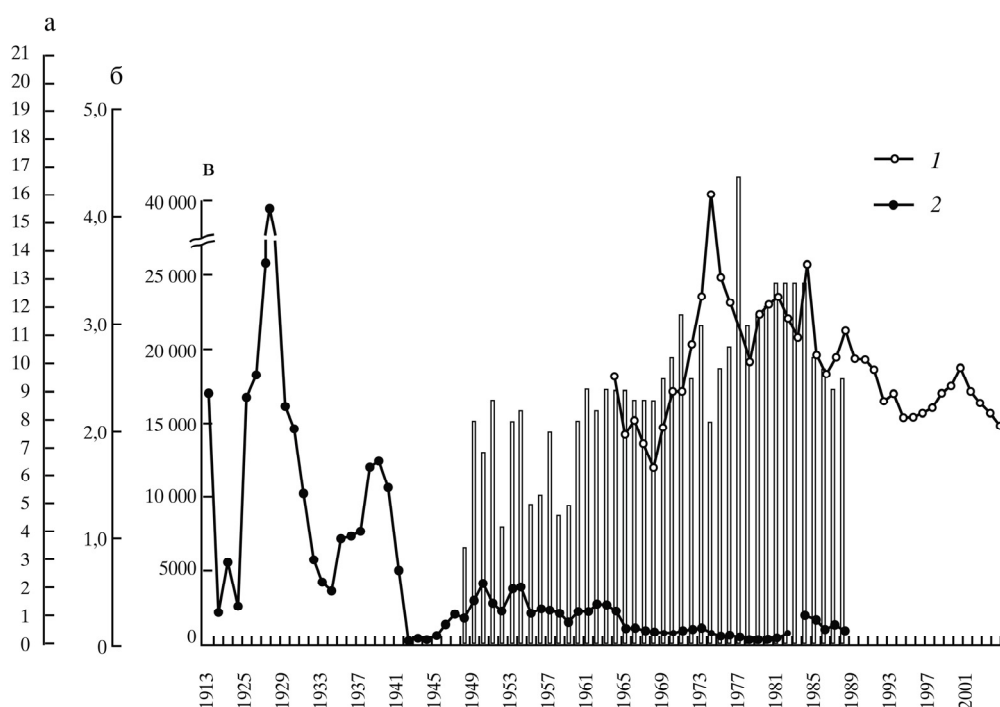


Рис. 17. Изменения численности зайца-беляка в Карелии: по оси абсцисс – годы, по оси ординат а – следы на 10 км маршрута (1), по оси ординат б – балльная оценка ВНИИОЗ (столбики), по оси ординат в – заготовки шкурок, шт. (2) (по: Данилов, 2005)

Интересно мнение Т. П. Томиловой (1981), которая считает, что под воздействием антропогенных факторов на Европейской части России наблюдается переход от естественного циклического развития популяций к снижению общей численности зайцев и сглаживанию ее колебаний. Материалы последних десятилетий по численности беляка на всем Европейском Севере России (Мошева и др., 2000; Молочаев, 2004, 2007) подтверждают этот тренд. Аналогичные данные имеются и по соседним с нами территориям Европейского Севера, в частности, по Финляндии (Данилов и др., 2002; Kauhala et al, 2005).

Изменение численности зайца-беляка определяется рядом абиотических и биотических факторов, что неоднократно обсуждалось в литературе. Для среднетаежной зоны Европейского Севера России такие материалы в наиболее полном виде представлены для Карелии (Белкин, 1982, 2009; Данилов, 2003; 2005; Данилов и др., 1978). Они позволяют заключить, что периодичность изменений численности вида обусловлена рядом взаимосвязанных факторов, которые в совокупности создают предпосылки для перехода от одной фазы цикла к другой. Выход популяции зайца из состояния депрессии происходит при весенних и летних температурах ниже $15-17^{\circ}\text{C}$, препятствующих массовому развитию паразитов, при относительно низкой численности хищников, преобладании среди размножающихся животных особей 2–3-летнего возраста, отличающихся наибольшей плодовитостью, и сопровождается увеличением доли самок среди сеголетков. Все это обеспечивает высокий прирост популяции и хорошую выживаемость молодых беляков, что и обеспечивает рост численности вида. Резкое падение численности зайца, происходит при увеличении доли самцов среди сеголетков, в условиях, благоприятствующих развитию эпизоотий и усилении пресса хищников.

Заяц-беляк – важнейший объект охоты. В первой половине прошлого века, в отдельные годы только в Карелии добывали более 100 тыс. зверьков, а мясная продукция охоты на зайца составляла около 250 тонн. В бывшей Северной области (Вологодская и Архангельская обл.) за год заготавливали от 260 до 865 тыс. зайцев (Иванов, Петров, 1938). Определенное значение имели и заготовки шкурок, которые потребкооперация закупала у охотников. В настоящее время масштабы добычи этой дичи на порядок меньше и на Европейском Севере России не превышают 3,3 % общего «урожая» по стране (Молочаев, 2007); шкурки зайцев не заготавливают вовсе.

Заяц-русак – *Lepus europaeus* Pall.

Распространение. Численность. Распространение зайца-русака на Европейском Севере России в обозримое время претерпевало заметные изменения. По свидетельству И. С. Полякова (1873, цит. по изд. 1991 г.) заяц-русак на обследованной им в конце XIX столетия территории Олонецкой губернии встречался до южного побережья оз. Водлозеро (д. Куганаволок). Вместе с тем, Г. А. Новиков (1970), ссылаясь на публикации того же периода (Кесслер, 1868; О распространении зайца-русака, 1872; Порчинский, 1872) пишет, что русак не достигал в те годы Онежского озера, но водился в Выборгской губернии Финляндии.

По материалам финских исследователей (Сиивонен, 1979; Lind, 1963; Tiainen, Pankakoski, 1996) русак начал заселять Финляндию во второй половине XIX века, проникнув туда через Карельский перешеек. Естественное расселение и выпуски зверьков привели к освоению им территории этой страны на западе до 65, а на востоке (возле границы с Карелией) до 63 с.ш. В наше время происходит довольно быстрое продвижение русака на север этой страны, при одновременном сокращении численности беляка, но увеличении числа гибридов беляка и русака (Pankakoski, 1996).

Что касается территории Карелии то русаков регулярно, хотя и в небольшом количестве, добывали в самом начале XX столетия в Приладожье, Прионежье и в Пудожском уезде (Благовещенский, 1912). В 1920–1930-е годы, по свидетельству М. Я. Марвина (1959) от 10 до 20 русаков стреляли в Олонецком, Прионежском и Пудожском районах. Их добывали, хотя и редко, даже в более северных – Пряжинском, Кондопожском и Заонежском районах, а самой северной точкой в Карелии, где был обнаружен заяц-русак, были окрестности с. Шуньга (62 35 с.ш.) (рис. 15).

Таким образом, северная граница распространения вида в недалеком прошлом (1950-е годы) проходила по условной линии, соединяющей населенные пункты Вяртсиля – Суоярви – Шуньга – Куганаволок (Карелия) и далее через населенные пункты Архангельской обл.: Плесецк – Шенкурск – Красноборск – Ильинское – Подомское (Марвин, 1959; Марвин, Воловик, 1975). Очевидно, именно в эти годы русак «достиг» предела своего распространения на Европейском Севере России.

В последующем происходило довольно быстрое отступление вида на юг. Уже в конце 1960-х годов он полностью исчез из Заонежья и некоторых других районов Карелии. Достоверные сведения о присутствии его в эти годы получены лишь из отдельных пунктов Приладожья: пос. Куркийоки, г. Лахденпохья, пос. Салми, Ильинское, дер. Обжа. Изредка добывали животных и близ дер. Колово и Усть-река (Пудожский р-н, Карелия). В Архангельской обл. на той же широте таких случаев не было с конца 1950-х годов (Марвин, Воловик, 1975). По мнению Г. А. Новикова в те же годы русак почти полностью исчез и на большей части Карельского перешейка Ленинградской обл., сохранившись в заметном количестве только в районе пос. Красносельский (Данилов и др., 1973).

В настоящее время сколько-нибудь значительных изменений численности и распространения зайца-русака на северном пределе его ареала в России не происходит. Следы русака отмечаются не ежегодно и только в южных районах Карелии – Лахденпохском, Сортавальском, Питкярантском, Олонецком и Пудожском. Добывают русаков здесь же, хотя и очень редко (Данилов и др., 2003).

Численность вида, определенная по результатам ЗМУ в 1998–2006 гг., составляла: Ленинградская обл. – 0,5–1,2 (в среднем – 0,9) тысяч, Вологодская – 0,1–0,7 (0,5), Новгородская – 1,3–2,4 (1,8), Псковская обл. – 6,3–10,1 (8,2) тыс. экз. (Мошева, Молочаев, 2000; Молочаев, 2004; 2007).

Биотопическое распределение. Русак в отличие от беляка избегает крупных лесных массивов и придерживается более открытых мест, таких как поля, опушки леса, сенокосы, гари, заросли кустарников, старые мелиорированные поля с зарастающими канавами, которые обычны на территории Карельского перешейка, Приладожья, южных районов Вологодской области. Тяготеет к садам, полям и огородам, в том числе дачным участкам. Здесь он находит сено, остатки огородных растений, садовые деревья, у которых обгладывает кору, нанося тем самым довольно серьезный ущерб плодовым садам и лесным питомникам.

Добывают русаков не много, преимущественно в Псковской области – до 2600 зайцев в год, в Ленинградской и Новгородской областях – на порядок меньше (Молочаев, 2004). В Финляндии, где численность вида несравненно выше, добыча русака увеличилась с 62900 в 2003 г. до 86500 экз. в 2008 г. (Annual game bag in 2003–2008).

Белка – *Sciurus vulgaris* L.

Распространение. Численность. Белка встречается на всем пространстве таежных лесов Европейской части России, а северный предел ее обитания совпадает с таковым ели и сосны, редкостойные насаждения которых по долинам рек проникают довольно далеко в тундру. Обычной стала белка и в антропогенно-трансформированных ландшафтах, в том числе в непосредственной близости от населенных пунктов и в их пределах.

За годы наблюдений численность белки в северотаежных лесах колебалась от 0,7 (1982) до 12,2 (1974), а в среднетаежных – от 1,7 до 23,5 следов на 10 км маршрута (средние значения по Карелии и Кольскому п-ову). Наиболее высокая плотность населения белки во все годы наблюдений отмечается в южных районах Карелии и Архангельской обл., где на значительной площади в составе лесообразующих пород преобладает ель. В годы наибольшей численности здесь по данным зимнего маршрутного учета встречали до 43,5 следа на 10 км, тогда как на севере, где преобладает сосна, эти показатели достигали только 12,2 следа на 10 км маршрута. Во все годы наиболее высокие показатели численности характерны для спелых лесов (Данилов, 2005, Данилов и др., 1978; 2007; Рыков, 2007) (рис. 18).

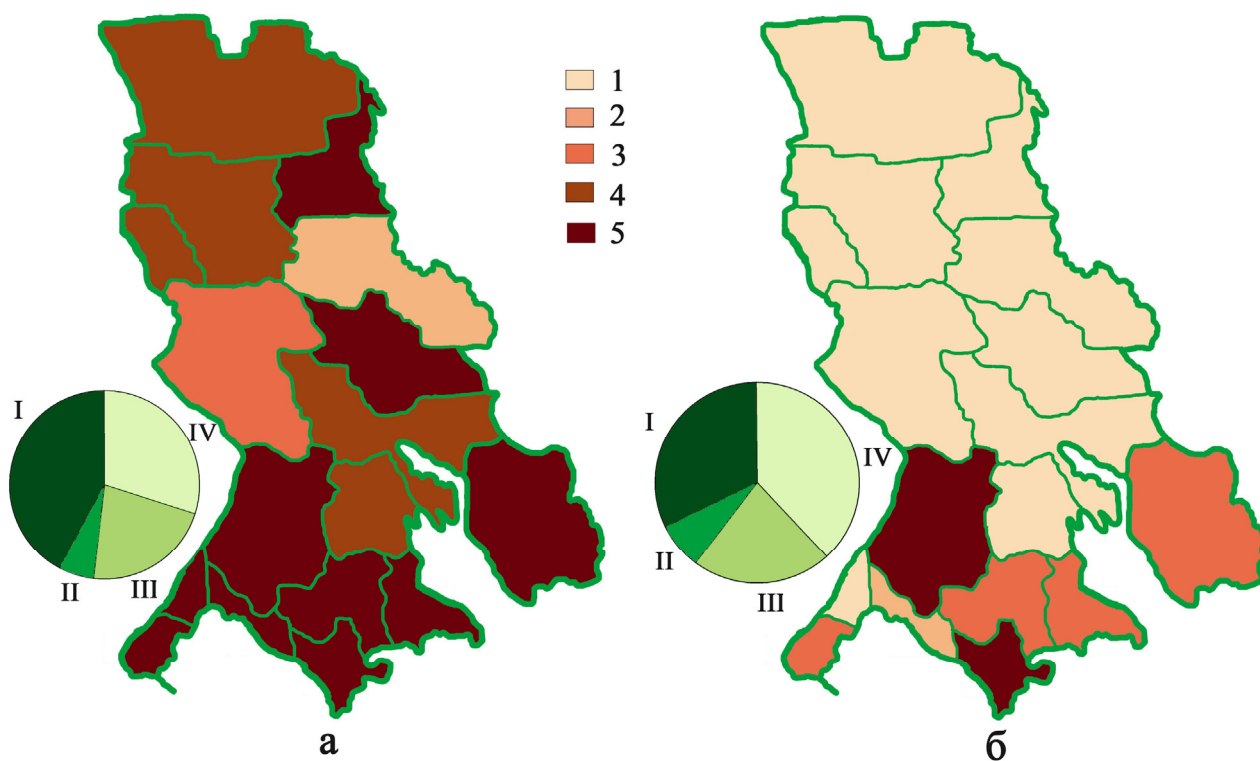


Рис. 18. Распределение и численность белки и возрастная структура лесов в Карелии: а – конец 1960-х – начало 1970-х годов, б – 2000-е годы, следов на 10 км маршрута: 1 – 3,9 и менее, 2 – 4,0–4,9, 3 – 5,0–5,9, 4 – 6,0–6,9, 5 – 7,0 и более; возрастная структура лесов в те же периоды: I – спелые и перестойные, II – приспевающие, III – средневозрастные, IV – молодняки (по: Данилов, 2005)

Биотопическое распределение. Основными местообитаниями белки во все сезоны года это хвойные и смешанные хвойно-лиственные леса. Предпочтение, которое животные отдают тем или иным из них связано с урожаем основных кормов. Урожай ели – и белка встречается преимущественно в ельниках или смешанных лесах с преобладанием ели, и, напротив, в годы урожая сосны белка перемещается в сосновые леса, даже преодолевая для этого довольно значительные расстояния в процессе миграций. Только в годы полного неурожая и ели, и сосны белка относительно равномерно распределяется по разным биотопам, хотя и в такие годы просматривается не-

которое предпочтение, отдаваемое ею ельникам, очевидно вследствие их лучшей защитности и гнездопригодности.

Обсуждая кормовые достоинства беличьих угодий необходимо учитывать, что на севере и юге они отличаются очень сильно. Так, на Кольском полуострове в урожайный год вес семян ели с 1 га составлял 2,24 кг, а в Архангельской области в подобный же по урожайности год – 13,2 кг. Это происходит потому, что среднее количество семян в одной шишке составляет, соответственно, 47 и 143 штуки (Новиков, 1940). Более того, как справедливо замечает М. И. Владимирская (1948) на севере, в частности на Кольском полуострове в составе большинства спелых еловых насаждений совершенно нет примеси сосны, семена которой могли бы служить белке кормом в неурожайные для ели годы. Аналогичен и состав ельников на севере Карелии. Данное обстоятельство, вынуждает животных, в годы неурожая ели, откочевывать из таких лесов. Иногда это явление принимает характер не только кочевок в процессе смены стадий, но и миграций на большие расстояния.

Сопоставление данных упомянутых выше исследователей и современных материалов убеждает в том, что приуроченность животных к тем или иным стадиям была более четко выражена до 1940–1950-х годов, т. е. до периода необыкновенного роста объема заготовок леса. За минувшие 50–60 лет структура лесных площадей изменилась, появились большие площади открытых вырубок, молодняков, средневозрастных и приспевающих насаждений (рис. 18). В таком наборе разновозрастных лесов цикличность урожая семян хвойных сглаживается, одновременно сглаживаются и колебания численности потребителей их семян.

Установлены изменения размещения животных в зависимости от фазы динамики численности популяции. В годы ее подъема зверьки населяют территорию довольно равномерно. В периоды депрессии прослеживается мозаичность распределения и определенная концентрация животных в районах с преобладанием смешанных разновозрастных насаждений. В таких лесах даже в годы полного неурожая семян ели или сосны, существуют плодоносящие группы деревьев на опушках, окраинах полей и сенокосов, границах лесных выделов. Такие смешанные разновозрастные насаждения преобладают в южных районах, где леса осваивались человеком в течение длительного времени и разными методами.

Совершенно очевидно, что распределение белки по территории и благополучие ее населения находится в прямой зависимости от характера и степени воздействия человека на местообитания животных. Это, прежде всего рубки леса на больших площадях. Со времени введения в практику лесного хозяйства сплошнолесосечных рубок прошло более полувека. За этот период технология их применения существенно изменилась. В 1950–1960-е годы на больших по площади делянках оставались иногда довольно крупные участки так называемых «недорубов». Происходило это по причине трудности изъятия древесины или небольшого ее объема на этих участках. Это были настоящие острова спасения для всех диких животных, в том числе и белок, поскольку в недорубах оставались и спелые деревья, а плодоношение их после осветления заметно увеличивалось. В 1970-е, но особенно в 1980-е годы такие участки перестали оставлять на лесосеках. В результате значительные территории сплошных рубок потеряли какую-либо ценность для белки и, более того, стали своеобразными барьерами при расселении молодых, сезонных перемещениях, и миграциях животных и просто обмене особями между разными лесными массивами.

В 1990-е произошло следующее катастрофическое для диких животных, изменение характера рубки леса, но особенно территориальной приуроченности вырубаемых площадей. Общий объем заготовок леса в северных регионах в это десятилетие сократился вдвое по сравнению с таковым 1980-х годов, однако все они велись в насаждениях, уже пройденных рубками главного пользования и, преимущественно в южных районах, где сохранилась сеть старых лесовозных дорог. Были вырублены небольшие массивы спелых лесов, сохранившиеся после рубок 1950–1960-х годов, в том числе росшие по берегам малых водоемов и в труднодоступных местах. В результате многие животные, а белка в первую очередь, лишились значительных площадей предпочитаемых ими местообитаний. Последствия такой «человеческой» деятельности катастрофически сказались не только на распределении, но на общей численности вида и ее изменениях Данилов, 1983; 2005; Данилов и др., 2008) (рис. 19).

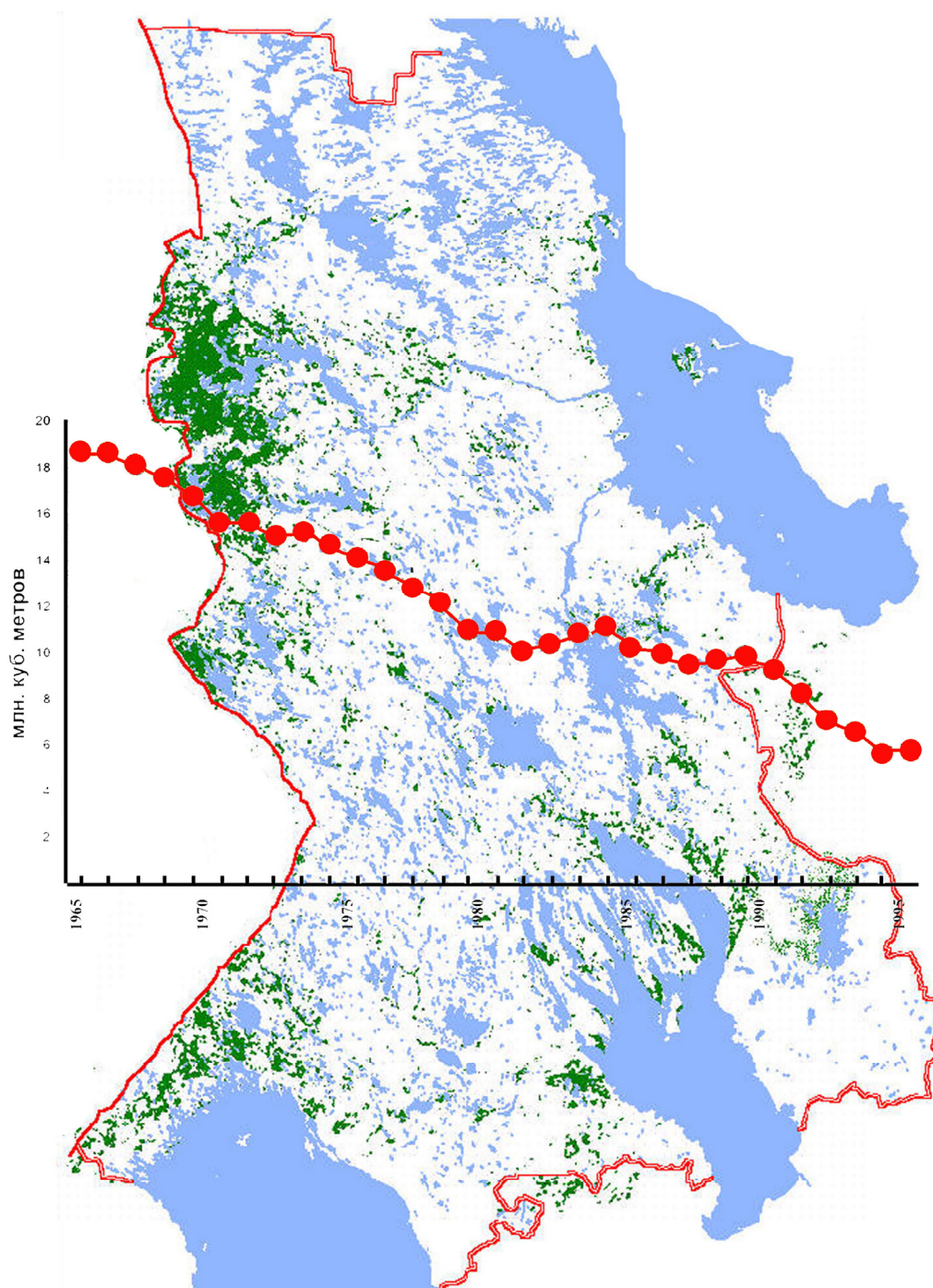


Рис. 19. Динамика объема рубки леса в Карелии: по оси абсцисс – годы, по оси ординат – млн. м³; современное размещение старовозрастных лесов темный цвет – космическая съёмка 1997–2000 гг., (обработка П. Литинского) (по: Данилов, 2005)

Динамика численности. На протяжении всех лет наблюдений численность белки изменялась многократно. Мы располагаем наиболее полными данными по численности белки в Карелии. Это оценка ее в баллах за охотничьи сезоны 1935–1936 – 1960–1961 годов и материалы по численности, определенной в процессе зимнего маршрутного учета с 1961 по 2009 годы (рис. 20). Если анализировать состояние популяции белки за этот период, то численность, оцененная в баллах, колебалась от 1 до 5, а показатель учета от 0,7 до 16,3 следа на 10 км маршрута. За это

время наиболее глубокие и продолжительные депрессии приходились на 1942–1946, 1955–1958, 1964–1968 и 1976–1979 годы. Подъемы численности случались в 1938–1939, 1942–1943, 1948–1949, 1952–1953, 1962–1963, 1972–1974 и 1983–1984, 1990–1991 2001–2002 годы. Однако со времени последнего пика численности, случившегося в 1990–1991 г. и выразившегося лишь в незначительном росте населения вида по сравнению со средними многолетними данными (в 1990 г. – 7,8, в среднем – 4,0 следа на 10 км маршрута) существенных изменений численности белки в Карелии не было. Приведенные материалы свидетельствуют о колебаниях численности вида с интервалом в 4–6 и 9–10 лет, что отмечалось ранее со ссылкой на статистику промысла и данные учетов численности (Ивантер, 1971; Ивантер, Лобкова, 1966; Данилов, 1983, 2005; Данилов и др., 1978).

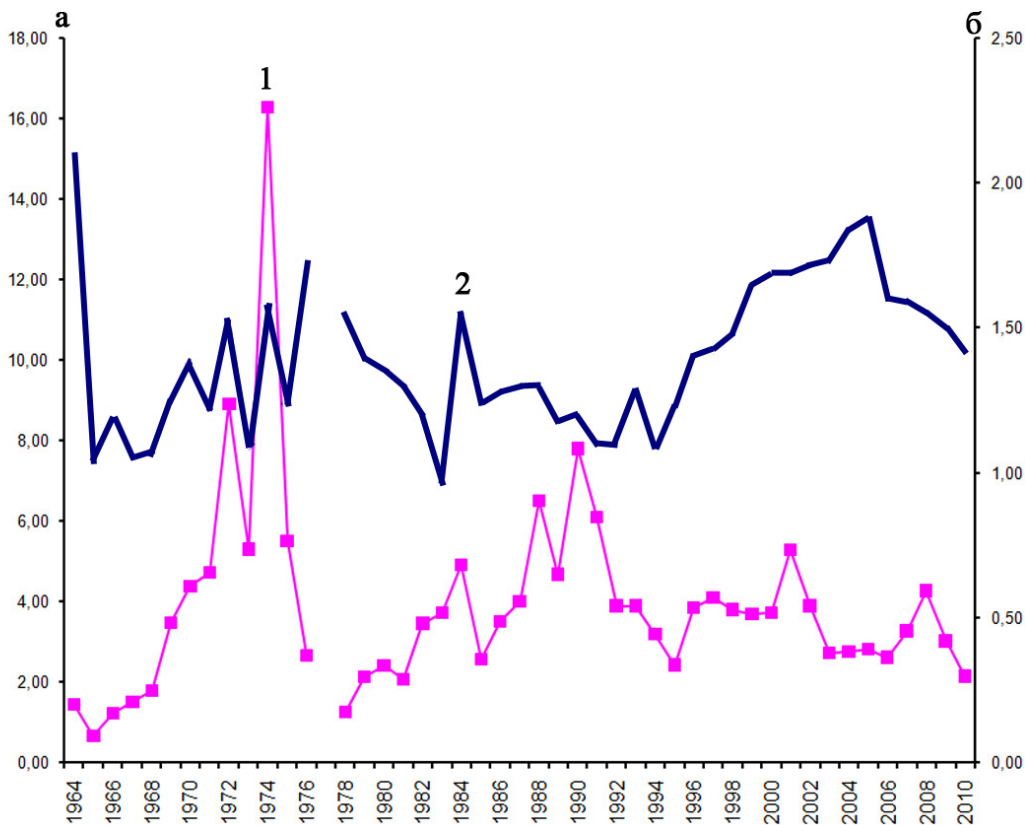


Рис. 20. Изменение численности белки (1) и куницы (2) в Карелии, следов на 10 км маршрута. По оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – численность белки, б – куницы (по: Данилов, 2005 с дополнениями)

По годам численность белки варьировала: по данным зимнего маршрутного учета в 23-кратном, а по данным заготовок шкурок в 60-ти кратном размере. Даже в смежные годы численность сокращалась в 12, а в отдельных районах в 30 и более раз. Главной причиной столь значительных колебаний численности, равно как и прочих явлений в жизни вида следует считать кормовой фактор, особенно урожай ели в предшествующий и настоящий годы. Однако, как отмечено выше, на протяжении последних 13 лет резких и сколько-нибудь значительных изменений численности белки в Карелии не было. Предполагается, что вследствие изменения структуры лесных площадей происходит изменения типа движения численности белки (Данилов, 1983; Данилов и др., 1998). Вместе с тем циклические колебания численности с периодичностью в 5–6 и 10–11 лет сохранились в крупных массивах коренных спелых лесов Архангельской обл., что показано А. М. Рыковым (2007) на примере Пинежского заповедника (рис. 21).

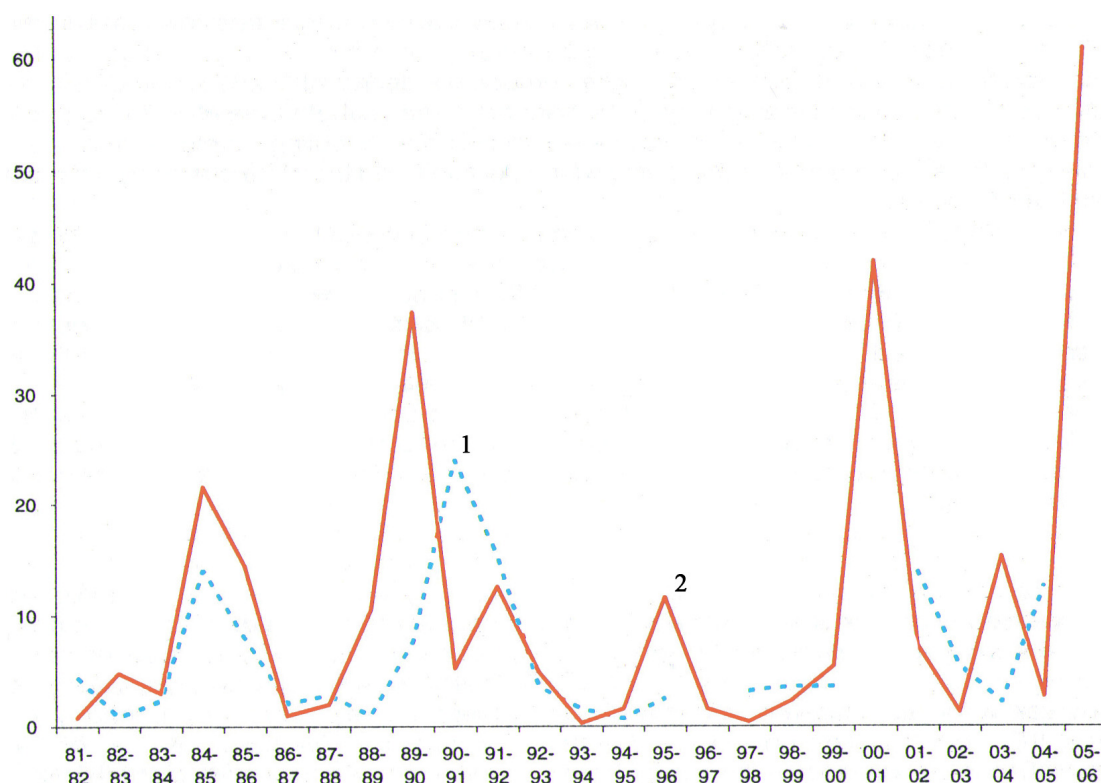


Рис. 21. Изменение численности белки в старовозрастных лесах Пинежского заповедника. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – следов на 10 км маршрута; 1 – начало зимы, 2 – конец зимы (по: Рыков, 2007)

Ондатра – *Ondatra zibethica* L.³

Речные бобры – *Castor fiber* L. и *Castor canadensis* Kuhl

В далеком прошлом бобр на Европейском Севере России был обычным зверем и занимал важное место в жизни человека, как источник получения шкур, мяса и как предмет поклонения и культа. Об этом свидетельствуют дошедшие до нас памятники эпохи неолита – петроглифы Онежского озера, Белого моря, Кольского п-ова многочисленные археологические материалы, собранные при раскопках могильников древнего человека на островах Онежского озера и Баренцева моря, а также другие находки палеонтологов, сделанные ими на местах неолитических поселений на Кольском п-ове, в Карелии, Ленинградской, Архангельской и Вологодской областях (Данилов, 1976; 2005; Данилов и др., 2007).

Исчезновение (истребление) бобров в крае приходится на конец XVIII – начало XIX веков. В начале XIX века, бобры еще водились близ Белозерска и у Ладожского озера, однако численность их к середине этого столетия катастрофически сократилась (Силантьев, 1898). Это следует также из того, что в одном из наиболее полных описаний района великих Европейских озер – в книге Н. Я. Озерецковского (1792) – «Путешествия по озерам Ладожскому и Онежскому» – автор не называет бобра в числе прочих зверей, населяющих этот край. И в последующем в специальной, зоологической литературе конца XIX – начала XX вв. встречаются сведения только о встречах или добыче последних бобров на севере Европы. Не упоминается бобр и в самом известном произведении народного эпоса Севера – «Калевале».

Вновь бобры как «полноправные» члены биоценозов появились здесь спустя более двух столетий. Своим возвращением, как и исчезновением, они обязаны человеку. Весьма примечательно, что в изучаемом регионе появились два вида бобров – бобр европейский и бобр канадский.

³ Описание вида дается в подразделе «Новые виды».

Распространение и численность европейского бобра. Реинтродукция европейских бобров в северных областях Европейской части России началась в середине 1930-х годов. Тогда в 1934 г. 8 бобров из Воронежского заповедника были выпущены в р. Чуна на территории Лапландского заповедника. Затем в 1935, 1936 и 1937 гг. в заповеднике и вне его было выпущено еще 25 бобров. В те же довоенные годы бобров выпускали в Архангельской обл.: в 1936 г. – 14, в 1940 г. – 12 зверей. Во всех остальных областях Европейского севера этих зверей выпускали уже в послевоенные годы. Только в Карелии не было выпущено ни одного зверя. Очевидно, это случилось потому, что в годы самых активных действий по восстановлению прежнего ареала бобра, современная Республика Карелия имела статус Союзной Республики в составе Советского Союза, и программы использования и охраны животных в ней составлялись самостоятельно.

В 1940-е и в начале 1950-х годов выпуски животных проводились главным образом в центральных и южных районах – Архангельской, Вологодской, Ленинградской, Новгородской и Псковской, т. е. в значительном удалении от административных границ Карелии.

В последующем – в 1957–1959 годы в Ленинградской обл. была проведена новая серия выпусков бобров в реки бассейна р. Свири, в том числе и в непосредственной близости от границы с Карелией (рис. 22). Расселяясь из этих мест, европейские бобры проникли и в Карелию. Первые их поселения были обнаружены в начале 1960-х годов в Олонецком, Прионежском и Пряжинском районах (Данилов, 1962, 1972а).

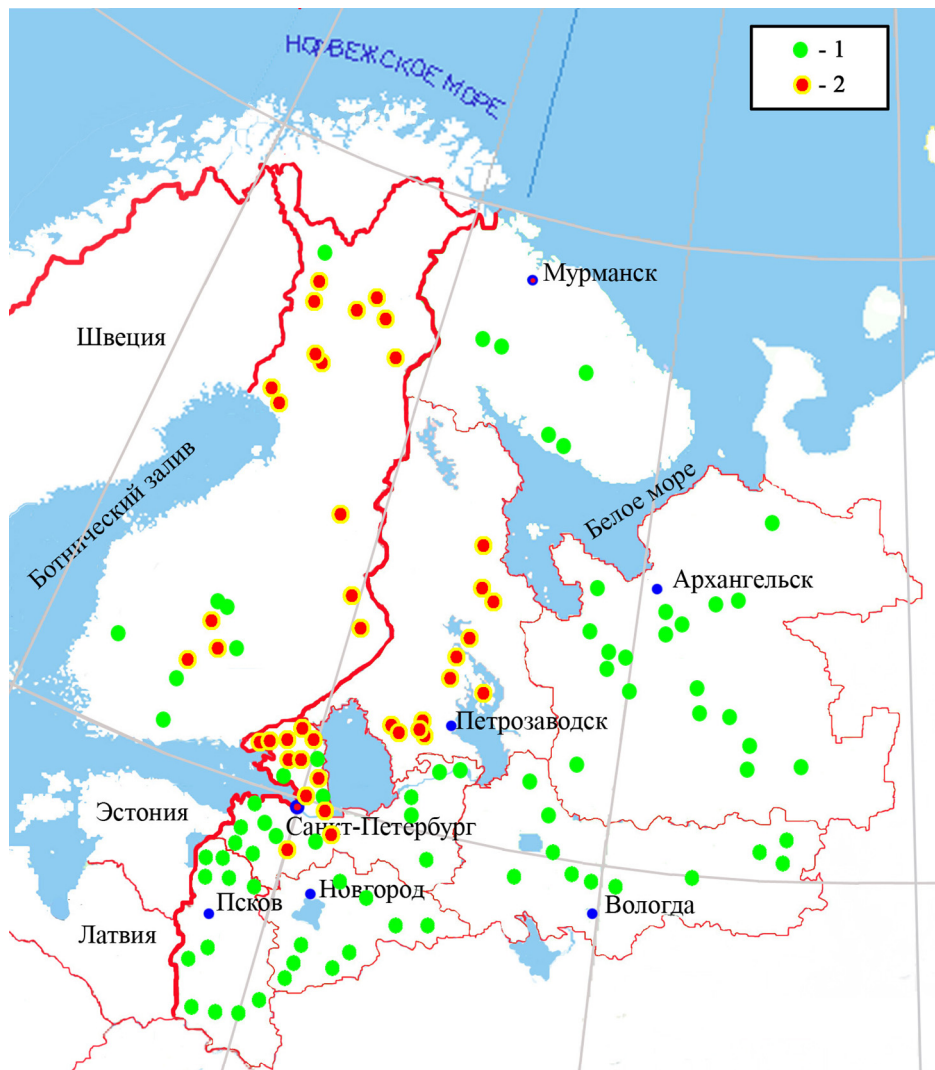


Рис. 22. Выпуски европейских (1) и канадских (2) бобров на Европейском Севере (по: Данилов, 2009)

Последний учет бобров проводился – в начале нового столетия, тогда мы насчитали в Карелии около 3000 европейских бобров. В других областях региона, по данным экспертной оценки, в тот же период было: в Мурманской обл. – 50, Ленинградской – 24500, Архангельской – 21000, Вологодской – 17000, Новгородской – 17000, Псковской обл. – 13000 особей (Гревцев, 2003; Борисов, 2007).

Распространение и численность канадского бобра. Первые канадские бобры появились в России в начале 1950-х годов в южных и западных районах Карелии и на Карельском перешейке Ленинградской обл. почти одновременно (Заикин, 1959; Сегаль, Орлова, 1961, Данилов, 1962; 1972а; 1975; Иванов, 1975). Проникли они к нам в нескольких местах, мигрировав из пограничных поселений бобров в Финляндии, где обитали канадские бобры, выпущенные в этой стране еще в 1930-е годы (Linnamies, 1956; Siivonen, 1956; Lahti, 1968; Ermala et al., 1989).

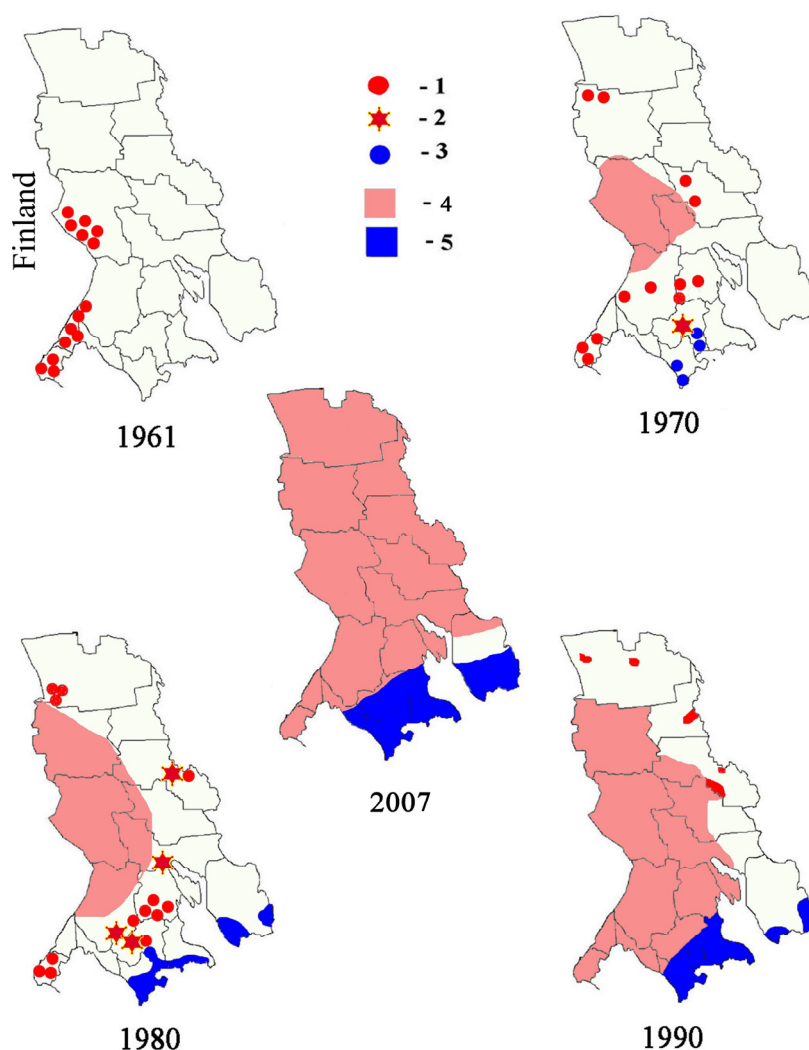


Рис. 23. Расселение и современное распространение бобров в Карелии: 1 – поселения канадского бобра, 2 – выпуски канадских бобров, 3 – поселения европейского бобра, 4 и 5 – районы обитания канадского и европейского бобров, соответственно (по: Данилов, 2009)

В 1961–1962 годах в Карелии было выявлено 23 поселения канадских бобров, в 1964–1966 гг. – 39, в 190–1971 – 137, в 1976 г. число учтенных поселений достигло 235 с 1100–1200 животными (рис. 23). Таким образом, прирост популяции в первые годы акклиматизации вида составил 20 %. (Данилов, 1962; 1972а; 1975; 1979; Данилов, Троицкий, 1969). Через 10 лет – в 1986 г. население канадских бобров в Карелии оценивалось в 2000–2200 экз. На Карельском перешейке этих зверей к этому времени стало около тысячи (Канышиев, Никаноров, 1988). Исходя из этих данных,

прирост населения животных составлял уже 11 %. В 2000–2001 гг. население канадского бобра было оценено в 4 тысячи зверей. В результате прирост популяции оказался всего 7 %. Разумеется, такой расчет прироста населения животных нельзя признать вполне репрезентативным, тем не менее, он отражает динамику процесса акклиматизации нового вида. Наконец, в 2005 году инвентаризация бобров была выполнена нами в том числе и путем экспертной оценки, а численность определена в 8 тыс. зверей. В наши дни общее число зверей этого вида оценивается в 13 тысяч. На Карельском перешейке их численность сохраняется, очевидно, такой же, как и 20 лет назад, т. е. немногим более тысячи (Данилов, 2009; Данилов и др., 2007).

Наблюдение за ходом расселения канадского бобра в Карелии и на Карельском перешейке показали, что они довольно быстро продвигались на юг и восток, совсем недавно проникли в Архангельскую область. В настоящее время большая часть территории Карелии и Карельского перешейка (около 70 %) оказалась заселенной ими (рис. 23).

Естественное расселение канадских бобров по территории Карелии и Карельского перешейка было ускорено путем отлова и выпуска животных в пределах этих территорий, а также в Гатчинском и Тосненском районах Ленинградской обл. Всего было выпущено 270 бобров (из них 119 в Карелии) (рис. 22). Все выпуски животных были успешными. В большинстве мест уже на следующий год после выпуска регистрировали молодняк, а через год-два и формирование дочерних поселений (Данилов и др., 2007).

Изучение процессов расселения обоих видов крайне интересно с точки зрения понятия межвидовых взаимоотношений и столь же важно для предотвращения негативных последствий инвазии чужеродного для фауны Палеарктики вида – канадского бобра в пределы обитания бобра европейского.

На юге Карелии, после нескольких успешных выпусков канадских бобров, отдельные очаги их обитания вскоре слились воедино, а затем сомкнулись с областью, населенной этими животными в результате их естественного расселения.

Почти в то же время европейские бобры, расселяясь вдоль Ладожского и Онежского озер, а также по внутренним водоемам в пространстве между этими великими европейскими озерами, или по так называемому центральному экологическому коридору, очень быстро достигли мест обитания канадских бобров.

Наблюдения за ходом расселения животных, изменением их численности прежде носили характер периодических обследований и учетов. Вот почему, когда в конце 1990-х годов появились первые данные о добыче европейских бобров в районе выпусков и благополучного существования в течение многих лет североамериканских животных, объяснить этот феномен оказалось невозможным.

Необходимость специальных исследований по определению границ распространения видов была очевидной, и в конце 1990-х годов мы приступили к сбору материала по установлению видовой принадлежности бобров, живущих в Карелии в зоне предполагаемого совместного обитания видов.

Исходной гипотезой было предположение о возможном вытеснении канадским бобром бобра европейского. Такое предположение возникло после знакомства с результатами оценки численности и динамики популяций бобров этих видов в Финляндии (Lahti & Helminen, 1980; Ermala et al., 1985; Ermala, 1995; Lahti, 1995). По данным этих исследователей расселение и рост численности канадского бобра стали причиной сокращения численности и локализации очага обитания европейских бобров на юго-западе этой страны.

После нескольких лет работы, в начале 2000-х годов, стало очевидным, что на юге Карелии происходит обратное, а именно замещение канадского бобра европейским. Тогда, во многих местах, где были выпущены и жили канадские бобры, мы организовали специальный отлов этих зверей. Все добытые животные оказались европейскими бобрами. Определение производилось по всем наиболее четким краниологическим и морфологическим признакам (Данилов и др., 2007).

Вытеснение и замещение канадского бобра европейским было известно и ранее. Это случилось в Ровенской обл. (бывш. Украинская ССР) в 1950–1960-е годы (Марин, 1959) и в Польше в Олыштынской области (Журовский, 1973). Однако в названных случаях это были малочисленные и локальные группировки животных, существовавшие в окружении европейских бобров. В нашем же примере мы имеем дело с популяциями животных, находящимися в равных экологических условиях и населяющими изучаемую территорию с одинаковой плотностью. Очевидно, именно при равно-

весном состоянии популяционных группировок видов, пространственно соприкасающихся друг с другом, можно судить о конкурентном преимуществе того или иного вида. В нашем случае можно констатировать, что на первых этапах этой конкуренции преимущество остается за аборигенным видом – европейским бобром.

Мы рассмотрели некоторые результаты расселения канадских бобров на юге Карелии. Не менее интересно это происходит на севере республики, в так называемом северном экологическом коридоре – пространстве, покрытом таежными лесами и ограниченном Белым морем и Онежским озером. Здесь в 1980-е годы в Сегежском и Беломорском районах были выпущены две партии канадских бобров.

Первоначально расселение животных происходило диффузно и довольно быстро. В 1990-е годы скорость освоения животными новых мест сохранялась, но стали проявляться два вектора продвижения зверей на восток: первый – северный, где расселение животных шло по рекам бассейна Белого моря. В результате уже в конце 1990-х годов поселения канадских бобров были обнаружены на левых притоках р. Нюхча, у самой границы Архангельской обл., а в начале 2000-х проникли в глубь области, где встречаются уже в 30–40 км восточнее административной границы Карелии (рис. 24).

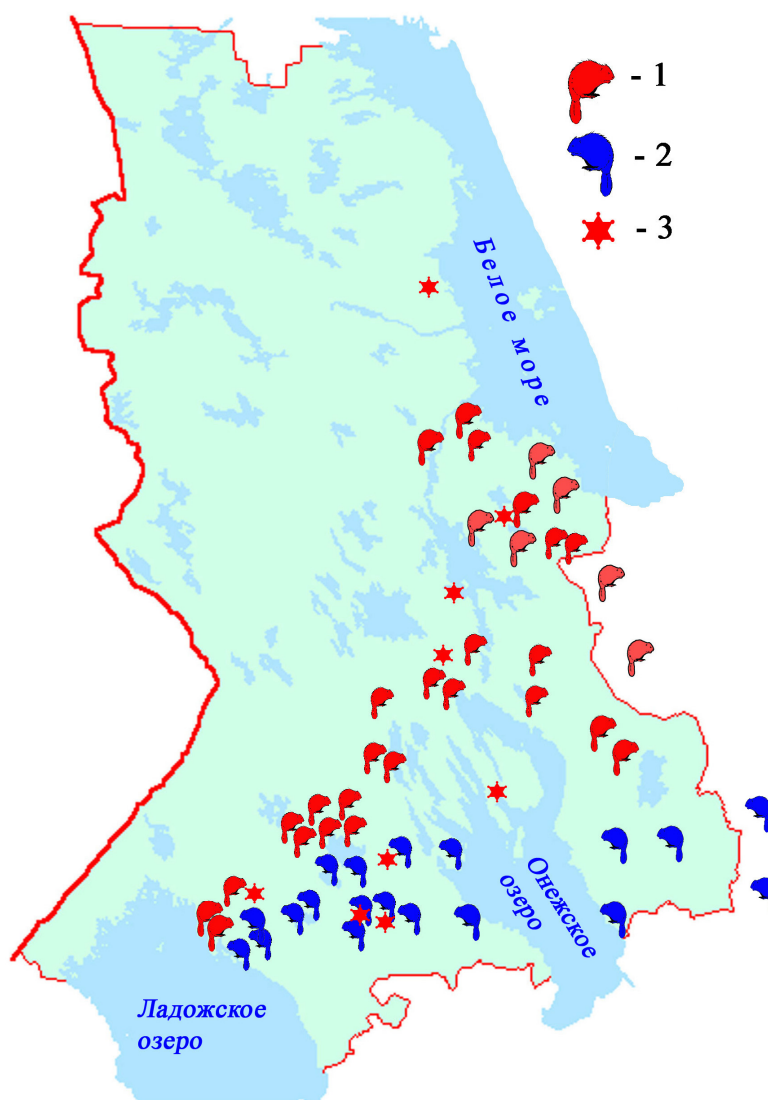


Рис. 24. Восточная периферия ареала канадского (1) и западная европейского (2) бобров и места выпусков канадских бобров (3) (по: Данилов и др., 2007 с дополнениями)

Второй – южный вектор объединяет пути продвижения животных по водоемам бассейна оз. Выгозера. Расселяясь в этом направлении, канадские бобры в конце тех же 1990-х годов почти достигли Архангельской обл., а в 2005 г. их поселения обнаружены в 25–30 км восточнее карельской границы (рис. 24). После того как животные миновали северный коридор в их продвижении на восток постепенно исчезает выраженность потоков расселения, и этот процесс вновь приобретает диффузный характер.

Очевидно, на востоке, в Архангельской обл. новый вид уже встретился с обитающими здесь европейскими бобрами. Именно здесь возможна потеря контроля за инвазией канадского бобра в пределы исторического ареала европейского на всем пространстве Европейского севера России (Данилов, 2005; 2009; Данилов и др., 2007).

Аналогичная ситуация складывается и на южном пределе распространения нового вида – в Ленинградской обл. Здесь, на Карельском перешейке, их быстрому расселению в немалой мере способствовали многочисленные выпуски животных (рис. 25).

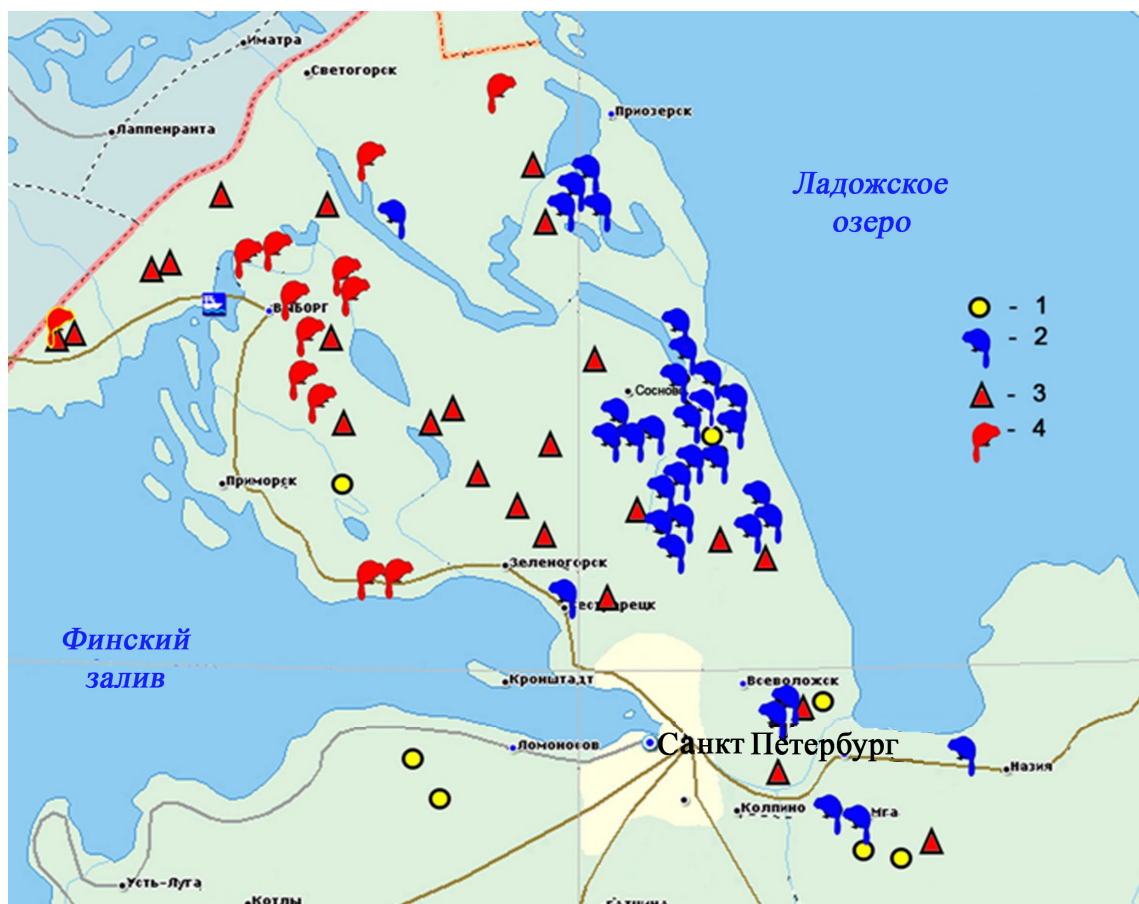


Рис. 25. Европейские и канадские бобры на Карельском перешейке Ленинградской обл.: 1, 2 – выпуски и добыча европейских бобров, 3, 4 – выпуски и добыча канадских бобров (по: Данилов и др., 2007)

Однако на Карельском перешейке в зоне обитания североамериканских животных еще в 1960-е годы было выпущено несколько партий европейских бобров, которые также успешно расселялись. Постоянных наблюдений за их расселением не было, так что современное распределение видов остается пока неизвестным. Можно лишь предположить, что именно здесь, происходят самые острые конкурентные отношения между видами. Так, в середине 1980-х годов, при промысле зверей на речках, где в 1964 г. были выпущены европейские бобры, а в начале 1970-х годов еще и канадские, все добытые звери принадлежали к евразийскому виду (Каньшиев, Никаноров, 1988).

Остаются неизвестными также результаты выпусков канадских бобров за пределами Карельского перешейка (рис. 27) как неизвестна и видовая принадлежность животных, обитающих в этих местах, поскольку североамериканских зверей выпускали в водоемы ранее заселенные европейскими бобрами. Не исключена вероятность проникновения нового вида в районы Гатчины, Пушкина, Тосно, что еще более запутает и осложнит ситуацию с распределением этих животных.

Биотопическое распределение. По территории Европейского Севера России протекают тысячи рек, ручьев и ручьев, они впадают в тысячи озер (только в Карелии более 27 тысяч рек, еще больше ручьев, а число озер превышает 64 тысячи). Многие озера соединены между собой протоками, образуя озерно-речные системы. При таком обилии водоемов различного типа практически невозможно выделить среди них предпочитаемые бобрами. Их поселения встречаются на мелких ручьях шириной 0,5–1 м, глубиной 0,2–0,5 м, на речках от 2 до 10 м шириной с разной глубиной, на крупных реках 20–50 м шириной, по берегам ламб, малых и средних озер. Исключение составляют лишь крупные озера, однако и на них можно встретить поселения в заливах и на островах. Известно, например, поселение бобров в пределах г. Петрозаводска на острове губы Онежского озера.

Совершенно особенный тип поселений формируется на каналах и канавах лесосоошительной и сельскохозяйственной мелиорации. Площадь первой составляет в Карелии более 640 тыс. гектаров в Ленинградской обл. – 540, в Новгородской – 116 и 147 – в Псковской обл. Иногда встречаются поселения животных даже в придорожных канавах (рис. 26).

Роль в биоценозах. В процессе жизнедеятельности бобры весьма существенно изменяют структуру и функции биоценозов, членами которых они оказываются и выступают как активные средообразующие компоненты экосистем.

Средообразующая роль бобра проявляется в кормодобывающей деятельности – рубке деревьев и кустарников с целью употребления в пищу их коры и побегов, строительстве жилищ – нор, хаток, «гидротехнических сооружений» – плотин, каналов, а также в непосредственных и косвенных отношениях с другими членами биоценозов.

Вырубленные бобрами участки и количество сваленных ими деревьев могут быть весьма значительными, к тому же выбирают звери лишь определенные породы, в результате чего прибрежные лесные сообщества приобретают отличный от первоначального вид. Площади таких участков бывают довольно значительными и достигают 0,5–0,8 га при объеме сваленной древесины от 30 до 100 м³ (Данилов, 1967) (рис. 27).

Производя валку деревьев, пригодных в пищу или используемых для построек, бобры тем самым изменяют состав древостоя в зоне своей жизнедеятельности, более того на бобровых вырубках происходит смена лесообразующих пород. На многих бобровых «вырубках» восстановление леса задерживается, поскольку в ряде случаев происходит задержание или заболачивание этих участков (рис. 28).

Прибрежные лесные ассоциации еще более изменяются в результате строительной деятельности бобров. При устройстве бобрами плотин на водотоках непременно происходит подъем уровня воды и затопления прибрежного леса (рис. 29).

После заселения местности бобрами образуются участки суши и воды, имеющие многочисленные абиотические и биотические отличия. Такие участки (экотоны) привлекают консументов разных рангов о чем писали многие авторы (Данилов, 1970; Дежкин, 1970; Данилов и др., 1972; Дежкин и др., 1986; Myrberget, 1968; Farrar, 1971; и др.).

В местах бобровых поселений, увеличивается число гнездящихся уток, главным образом, гоголя, чирка, кряквы. На 80 % бобровых прудов (n=117), образовавшихся на малых реках и ручьях, где раньше утки не гнездились, были встречены выводки чирков и крякв – 60 % и 40 %, соответственно, от всех выводков. Более того, на бобровых прудах, образовавшихся на реках средней величины, сильно захлампленных сваленными бобрами деревьями, значительно улучшаются защитные условия для водоплавающих птиц. Такие места служат для них своеобразными рефугиумами и в них происходит концентрация уток в дни охоты. Данные обстоятельства приобретают большое значение для охотничьего хозяйства на Европейском Севере, где большинство водоемов бедны травянистой растительностью и численность гнездящихся уток на них незначительна (Данилов, 1970; 2005).



Рис. 26. Поселение бобров в придорожной канаве (фото П. Данилова)



Рис. 27. Бобровая «вырубка» на берегу оз. Каскеснаволоксое (Карелия) (фото Д. Панченко)

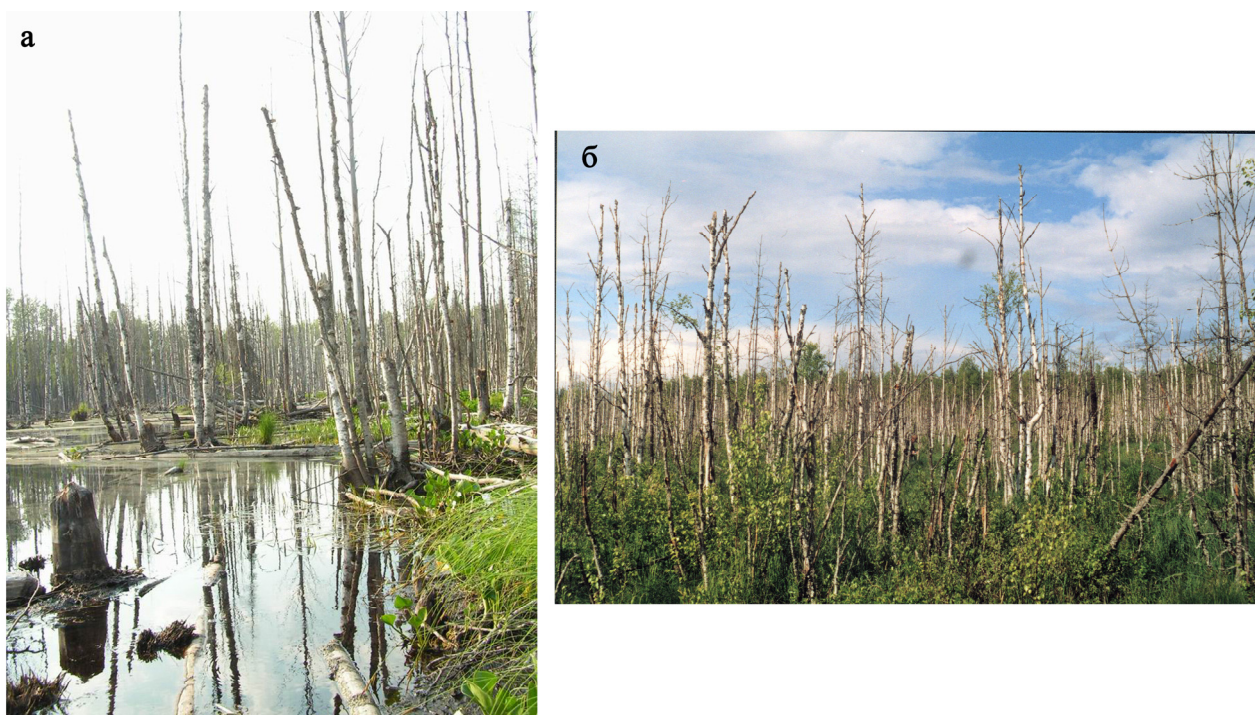


Рис. 28. Сукцессия растительности на брошенном бобрами поселении: а – участок, оставленный бобрами в год фотографирования (фото А. Марковского), б – он же через 7 лет (фото Ф. Фёдорова)



Рис. 29. Затопленный бобрами участок прибрежного леса (фото Д. Панченко)

Бобровые кормовые участки имеют большое значение для растительноядных млекопитающих тех же биоценологических группировок – лося и зайца-беляка. Состав древесных и кустарниковых растений, употребляемых в пищу бобром, лосем и зайцем-беляком, полностью совпадает. Бобр, в процессе заготовки корма и питания валит осины, ивы, но использует лишь 30–40 % их коры и 50–60 % ветвей (данные относятся к деревьям диаметром не менее 20 см). Лоси, во время жировочных перемещений, попадая на бобровые кормовые участки, охотно поедают кору сваленных бобрами осин, почти полностью обгладывая деревья (рис. 30).

Другой трофический аналог речного бобра – заяц-беляк и взаимоотношения этих видов складываются именно на трофической основе. И в данном случае бобровые кормовые участки служат своего рода подкормочными площадками для зайцев.

Водяная полевка, ондатра, мелкие хищники и грызуны используют каналы, ходы и траншеи бобров в качестве путей передвижения. Зоологи, изучающие взаимоотношения всех этих животных с бобрами, отмечают мирное сосуществование между ними (Дёжкин и др., 1986).

Таким образом, жизнедеятельность бобров определяет флористическое, фаунистическое и эколого-топологическое разнообразие прибрежных биогеоценозов. В результате с полной уверенностью можно назвать бобра видом, обладающим сильно выраженной средообразующей активностью.

Использование популяций. В результате успешного восстановления бобров в местах прежнего обитания и быстрого роста их численности, стало возможным уже в начале-середине 1960-х годов приступить к охоте на этих зверей в большинстве областей Европейского Севера России. Однако развивался этот вид промысла крайне медленно.

И до сегодняшнего дня организованного промысла, равно как и заготовок шкур и бобровой струи в регионе не ведется. Это объясняется: отсутствием монополии государства на закупку шкур диких пушных зверей, сложной системой получения разрешений (лицензий) на добычу животных, очень низкой ценой за шкуру бобра. В будущем, для организации промысла и спортивной охоты на бобра, а соответственно и управления популяцией этого ценнейшего и в охотничьем, и в биоценологическом отношении зверя следует организовать использование его ресурсов по территориальному принципу. Право ведения хозяйства и ответственность при этом должен нести владелец долгосрочной лицензии на пользование животным миром.

Другая, наверное, не менее важная и привлекательная сторона использования бобров – это включение в программы учебного и экологического туризма посещения их поселений, наблюдение за животными и другие формы знакомства с этими уникальными представителями животного мира. Жизнедеятельность этих животных изумляет и восхищает людей, впервые встречающих срубленные бобрами деревья, их необыкновенные постройки, знакомящихся с особенностями их семейного образа жизни, и наводит на мысль об элементах разума, присущих этим животным.

Волк – *Canis lupus L.*

Распространение. Численность. За последнее столетие распространение волка на Европейском Севере России изменялось весьма существенно. Это было обусловлено, изменением распространения и численности основных жертв хищника, антропогенной трансформацией ландшафтов и интенсивностью преследования волка человеком.



Рис. 30. Осины, сваленные бобрами и объеденные лосями (фото Д. Панченко)

Еще в 1920–1930-е годы волки практически не встречались в глухих таежных районах на севере Карелии, юге Мурманской, в большинстве северных районах Архангельской обл. Они концентрировались здесь в местах с развитым животноводством и оленеводством. Это были Заонежье, Прионежье, Приладожье, побережье Белого моря. Повсеместно волки встречались в Вологодской, Новгородской, Псковской, на юге Ленинградской и Архангельской областей, т. е. опять там, где было развито животноводство и довольно большое количество скота было в личном владении.

Во время Второй мировой войны, но особенно в конце 1940-х и в последующие годы началось интенсивное лесопромышленное освоение северных территорий. Большая часть вырубок возобновлялась лиственными породами, в результате через 7–10 лет на юге и через 10–15 лет на севере Карелии эти площади превратились в хорошие лосиные угодья, что вместе с охраной и естественным подъемом численности лося обусловило его повсеместное распространение и рост численности. Сложилась стабильная кормовая база волка, и уже в конце 1950 – начале 1960-х годов хищник проник в северные районы Карелии на юг Мурманской обл. Появлению волка в северной тайге способствовало также расширение сети дорог, особенно лесовозных, значительно облегчающих передвижение зверей в период глубокого снега (Данилов, 1981).

Нельзя не учитывать также, что в середине 1950-х годов численность волка увеличилась на всем Европейском Севере России. Именно тогда только в северо-западных областях насчитывалось около 3 тысяч волков (Данилов и др., 1979). Были предприняты активные меры по ограничению численности хищника, в частности стали широко использовать новый яд – фторацетат бария. В результате число волков на всем Северо-Западе сократилось до 500. Особенно радикально – в 15-ти кратном размере была снижена численность волка в Ленинградской области – с 850 экз. в 1955 г. до 56 в 1961 г. (Иванов, 1970). В Карелии в тот же период численность сократилась всего вдвое с 300 до 150 волков. Однако вслед за тем напряженность так называемой «борьбы» с волком заметно снизилась, во-первых, по причине уменьшения размера премий, выплачиваемых за добытых животных, и, во-вторых, вследствие трудности добычи хищников, ставших в ряде мест редкими (Данилов, 1994).

Почти в то же время в Скандинавских странах, а затем и в России началась кампания по защите волка и как следствие этого ослабление организационных мер по сокращению числа хищников в 1960–1970-е годы. В результате уже в конце 1960-х волк заселил все территории, ранее им обитаемые, а его численность в 1973 г. только в Карелии превысила 320 экз. (Данилов и др., 1979; 1985). Значительное увеличение численности способствовало перераспределению хищника на всей территории Восточной Фенноскандии. В этот период волки стали появляться в Финляндии, с 1968 г. по 1978 г. было зафиксировано более 4000 тысяч пересечений хищниками российско-финляндской границы (Pulliainen, 1980). Начиная с 1971 г. хищники вновь стали регулярно встречаться в Лапландском заповеднике и близлежащих территориях иногда стаями до 5 животных (Семенов-Тянь-Шанский, 1982). В последнее десятилетие на Кольском п-ове волки встречаются главным образом на юге и в центральной части (в оленеводческих зонах), а также на юго-востоке полуострова. Восстановилось население хищника и в других областях Европейского Севера. Всего в регионе уже в конце 1970-х годов стало 2000 волков (Данилов и др., 1979; 1985).

Рост численности продолжался до начала 1980-х годов, тогда она достигла в Карелии 650 зверей, и в течение нескольких лет сохранялась на этом уровне (рис. 31).

Позднее к началу нового тысячелетия численность волка вновь сократилась почти в два раза по сравнению с 1991–1993 гг., причем эти изменения были особенно выражены на севере (рис. 32). Мы это связываем с усилением преследования хищника на севере. Уже в начале 1990-х годов у местного населения и приезжих охотников появилась возможность использовать снегоходную технику для охоты на волка. Такие охоты успешны именно на севере, где преобладает равнинный рельеф с лесами невысокой полноты и с большими пространствами открытых болот и крупных озер. Кроме того, до 1998-го года охота на волка была привлекательной и материально, поскольку за каждого убитого зверя охотник получал бесплатную лицензию на медведя или лося. Другая и очевидно главная причина сокращения численности волка в эти годы – падение численности основной его жертвы – лося (рис. 31). В итоге к началу нового тысячелетия численность хищника сократилась по сравнению с периодом ее наибольших значений в 3–4 раза. В последние годы наблюдается постепенный рост численности вида. (Данилов, 2003; Danilov, Tirronen, 2007; Тирронен, Тикка, 2007).

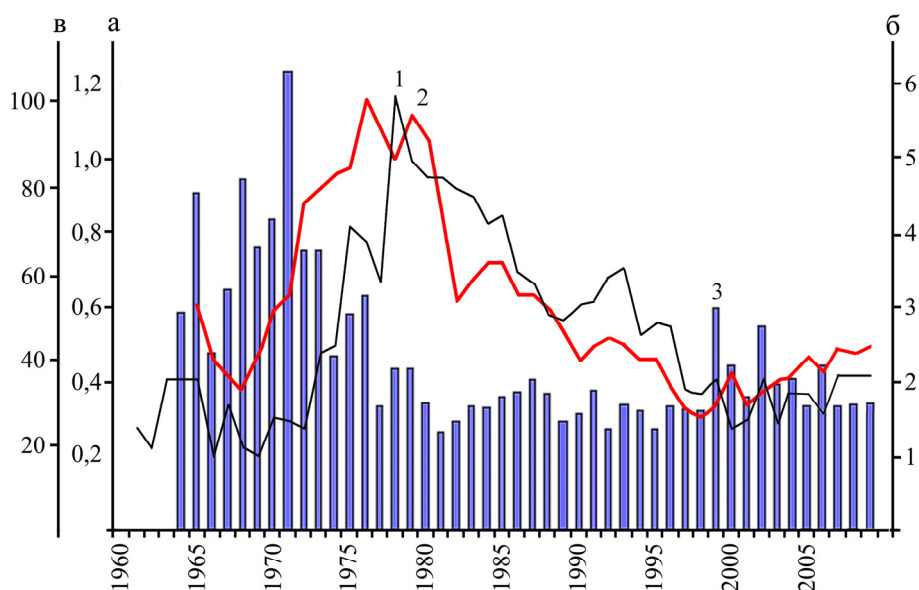


Рис. 31. Изменение численности волка (1) и лося (2), следов на 10 км маршрута и добыча волка, экз. (3) в Карелии. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – численность волка, по оси ординат б – то же лося, по оси ординат в – добыча волка (по: Данилов, 2005, с дополнениями)

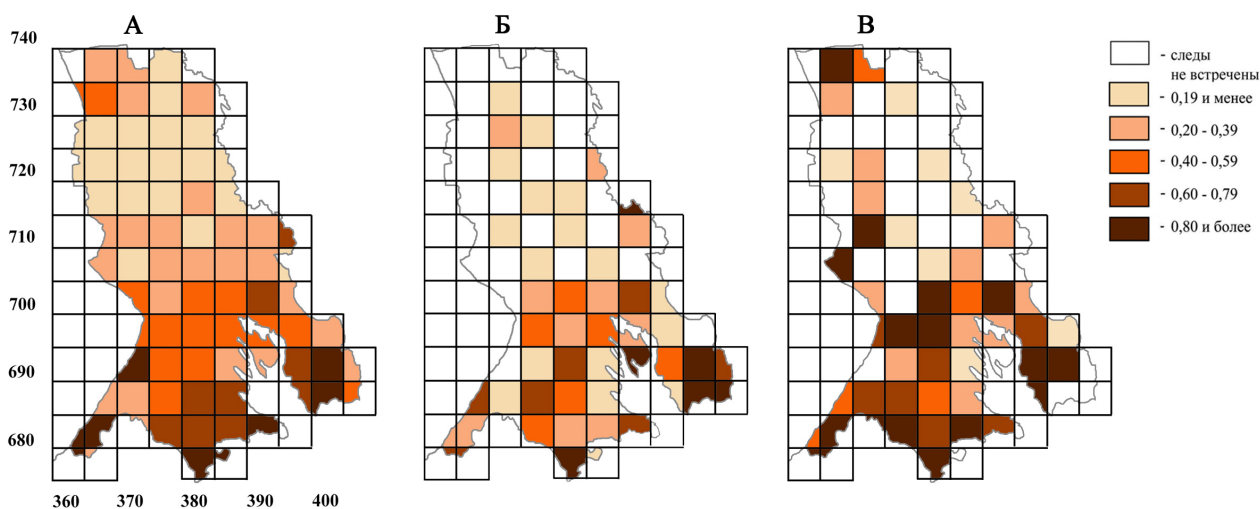


Рис. 32. Распределение и численность волка в Карелии в 1990-2010 гг.: А – среднее, Б – год наименьшей, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута (по: Данилов, 2005; Тирронен, Тикка, 2006 с дополнениями)

В Ленинградской области после решительных действий по сокращению численности хищника в 1950-е годы, население волка постепенно восстанавливается. Сейчас их насчитывается уже 400 особей.

В Псковской и Новгородской областях в результате интенсивного преследования хищника в начале 1970-х годов оставалось всего 50 и 100 особей, соответственно. Но также как и в Ленинградской обл., уже в начале 1980-х гг. их стало более 400 (Данилов и др., 1985). В последние годы по данным ЗМУ в Псковской области насчитывается более 250, в Новгородской около 180 животных. Население хищника в Вологодской области относительно стабильно на протяжении последних лет и к концу зимы здесь обитает около 300 особей. В Архангельской же обл. их число достигает 900 (Губарь, 2007).

Распределение волка по территории обусловлено, в основном, двумя факторами – наличием корма и композицией биотопов, с хорошими защитными свойствами, необходимыми для устройства логова.

В южной части региона – в Псковской и Новгородской областях самая высокая плотность населения волка наблюдается в наиболее лесистых и наименее освоенных человеком восточных районах, т. е. здесь определяющим фактором является защитность и гнездопригодность стаций, поскольку численность основных жертв хищника одинакова с таковой в западных районах этих областей, но лесистость последних почти вдвое меньше.

На севере – в Карелии, Мурманской и Архангельской обл. распределение хищников определяется, прежде всего, численностью его основных жертв, т. е. лимитирующим фактором в данном случае выступает корм, поскольку недостатка в глухих, малопосещаемых человеком мест, пригодных для устройства логова и выведения потомства здесь нет. Более того, в Карелии и Архангельской обл., где лесистость выше, чем в других областях Севера, волки предпочитают освоенные сельским хозяйством южные районы с мозаикой биотопов, представленных не крупными массивами смешанных и хвойных лесов, зарастающими вырубками разного возраста, старыми полями вокруг брошенных деревень, пожнями, значительными массивами дренированных лесов, т. е. лучших лосиных угодий, где численность этих копытных довольно высока (Данилов, 1994; Данилов и др., 1978; Danilov, 1987).

Другая особенность территориального распределения волка на севере – в Карелии и в лесной зоне Кольского п-ова – это разобщенность отдельных стай волков друг от друга, в результате распределение животных приобретает очаговый или мозаичный характер. Это особенность проявляется наиболее четко в годы низкой численности зверей. В такие годы подобное распределение регистрируется и в средней Карелии (рис. 32).

Биотопическое распределение. Местообитания волка – это весь спектр биотопов тайги (рис. 33). Существуют, однако, определенные сезонные различия в освоении им угодий, связанные с размножением, воспитанием потомства, а также с сезонными особенностями распределения основных жертв. Общие сезонные различия биотопического распределения животных выражаются в том, что в бесснежный период волки и их следы более обычны в смешанных лесах, на сенокосах и по берегам водоемов.

Самый широкий спектр биотопов волки используют зимой, когда в связи с недостатком корма они предпринимают дальние рейды и часто появляются возле населенных пунктов, пытаясь поймать собак, ведущих полубродячий образ жизни. Здесь же они посещают свалки и скотомогильники и часто совершают большие переходы по дорогам.

Из всех встреч зверей и их следов зимой – 59,6 % (n=274) приходится на лесные угодья. Заметно чаще, чем в бесснежный период они регистрируются в ельниках (15,8 % против 9,7 % в бесснежный период), сосняках (11,1 против 3,7 %); одновременно сокращается их встречаемость в полевых угодьях (11,7 против 15,5 %) и по берегам водоемов (17 против 22,3 %, Данилов и др., 1979).

В середине 1980-х годов, в связи с сокращением численности лося, произошло значительное изменение распределения волка. В первую очередь усилилась синантропность хищника. Участились посещения ими скотомогильников, деревенских и городских свалок, деревень, поселков и городов, в том числе Петрозаводска, Вологды и не только одиночными – старыми или увечными животными, но стаями хищников. Произошло своего рода «возвращение» волка к человеку (Данилов, 1994; Danilov, Tirronen, 2007).

Практическое значение. Значение волка в сфере деятельности человека не ограничивается его ролью «регулятора» численности диких копытных. Волк продолжает оставаться одним из главных врагов домашних животных, хотя масштабы его хищничества в настоящее время несравненно меньше чем в прошлом. Происходящее не связано с изменениями экологии хищника, но определяется социально – экономическими изменениями, произошедшими в аграрной сфере. Одним из главных стало почти принудительное оставление населением малых деревень и драматическое сокращение числа домашних животных – коров и овец в частном владении. Именно эти животные свободно, без охраны выпасались в лесах, окружающих деревни, и часто становились жертвами волка.

Всего 100 лет назад потери владельцев домашних животных исчислялись в Олонецкой губернии в 30 тысяч рублей ежегодно. Так в 1906 г. волки зарезали: 91 лошадь, 316 жеребят, 209 быков и коров, 536 телят, 1241 овцу, 4 свиньи и 56 собак (Благовещенский, 1912).

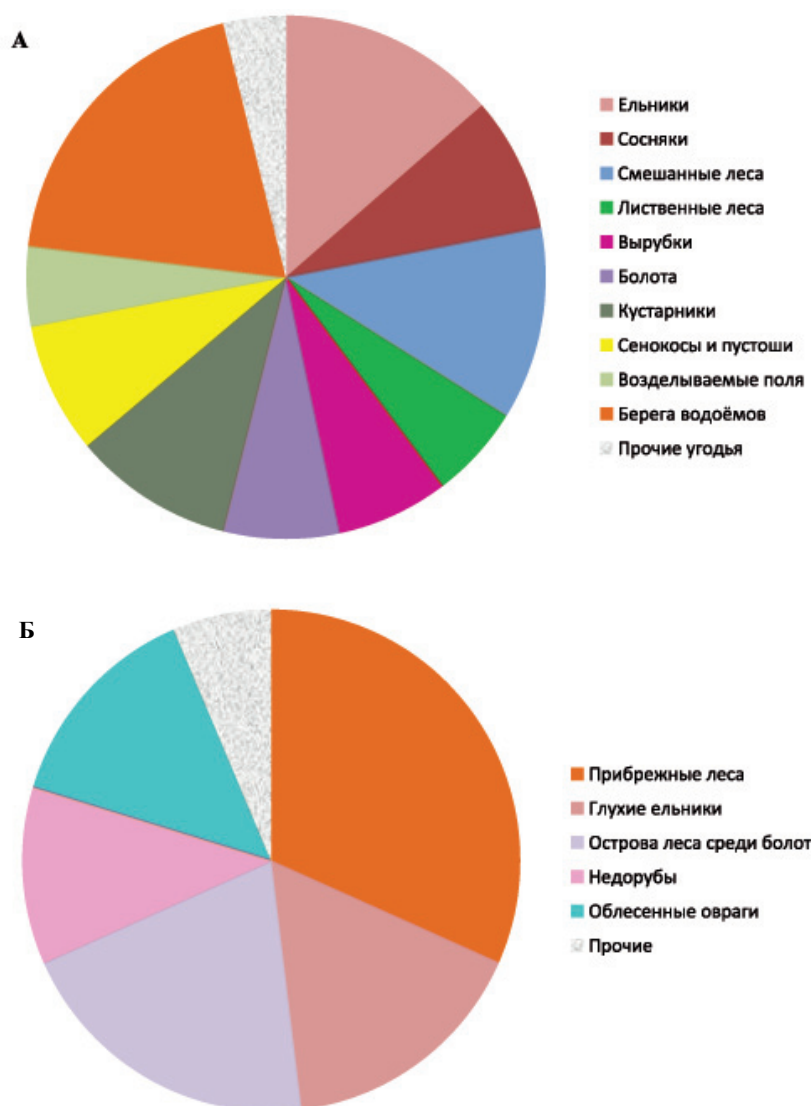


Рис. 33. Биотопическое распределение волка в северо-западных областях России:
 А – встречи зверей и их следов, % от общего числа, $n = 1710$; Б – встречи гнездовых убежищ,
 % от общего числа, $n = 79$ (по: Данилов, 1994; Данилов и др., 1979)

Немногом меньше этот ущерб был и в первые годы советской власти, т.е. до радикальных изменений в сельском хозяйстве. В 1926 г. от волков погибли: 71 лошадь, 215 жеребят, 189 быков и коров, 564 теленка, 1356 овец, 33 свиньи и 165 собак. Однако уже в 1957 году такие потери составили всего: 2 лошади, 6 коров, 18 телят, 15 овец и 219 свиней (Марвин, 1959).

В 1970–1980-е годы ущерб от волков и реальный, и учтенный стал значительно меньше и даже в 1978 г. – в год наибольшей гибели сельскохозяйственных животных от волка, жертвами хищника стали: 5 лошадей, 2 коровы, 61 теленок, 26 овец и 26 собак. Таким образом, всего за 50 лет гибель крупного рогатого скота от волков уменьшилась почти в 100, а овец – в 50 раз. Потери животноводства были значительно большими, но многие случаи гибели сельскохозяйственных животных не вошли в этот реестр, поскольку страховая компенсация выплачивалась Госстрахом только владельцам частного скота, а государственным животноводческим предприятиям не выплачивалась (Данилов, 1994).

Однако, в настоящее время значительно более ощутим ущерб, наносимый хищниками охотничьему хозяйству. Гибель только лосей от волка в изучаемом регионе составляет в снежный период 120–150 голов на 10000км^2 .

Тем не менее, отношение к волку с недавнего времени со стороны зоологов и охотоведов стало принципиально иным. Следствием этого явилась и новая стратегия управления популяциями хищника (Бибиков, 1980; Бибиков и др., 1985; Овсянников, Бибиков, 1989). Полностью разделяя мнение вышеназванных авторов, мы считаем, что «жесткое регулирование численности» волка пока следует осуществлять на всей территории Европейского Севера России. Исключение должна стать лишь тундровая зона Кольского п-ова и Архангельской обл., где обитает тундровый волк, численность которого очень невелика. Соответственно, невелик и ущерб от тундрового волка и оленеводству и диким животным; было бы разумным перевести его в ранг охотничьих животных с ограниченным сроком охоты (Данилов, 1994).

Развитие охотничьего хозяйства, в том числе интенсивное использование популяций копытных, ведет к обострению противоречий между человеком и волком. Решение этого вопроса лежит в ограничении численности хищника и сведении его роли в сообществах диких животных к селекции больных, слабых, старых и увечных особей.

В свое время мы предложили три способа для решения проблемы регулирования населения волка в регионе. Они имеют единую экологическую задачу – сокращение численности хищника при максимально возможном сохранении социально-территориальной структуры его популяции. Это подразумевает одновременное изъятие всей стаи или приплода данного года и может быть осуществлено: 1) облавными охотами, которые можно организовывать для охотников-туристов; 2) применением привад с гормональными препаратами, прерывающими беременность; 3) отловом щенков на логовах. При использовании двух последних способов родители остаются в живых и сохраняют за собой участок обитания. При осуществлении первого метода участок обитания уничтоженной семьи перераспределяется между соседними стаями, либо занимается расселяющимися молодыми из этих стай (Данилов, 1994).

Лисица – *Vulpes vulpes* L.

Распространение. Численность. Лисица обитает на изучаемой территории повсеместно, но распределение вида очень неравномерно. Относительно многочисленна она в южных наиболее освоенных сельскохозяйственным производством областях (рис. 34). Для этих территорий характерна пестрота биотопов – сельскохозяйственных угодий (поля, сенокосы, пожни), перемежающиеся участками еловых и смешанных лесов, зарастающих вырубков, водоемов разного типа с большой протяженностью береговой линии. Сформировалась такая мозаика в результате многовекового освоения этих мест человеком, а относительная численности лисицы здесь в среднем за ряд лет составляет 3,4 следа на 10 км маршрута. Одновременно столь же высокой численности вид достигает на севере – в Карельском и Архангельском Прибеломорье (рис. 34). Это объясняется также давней заселен-

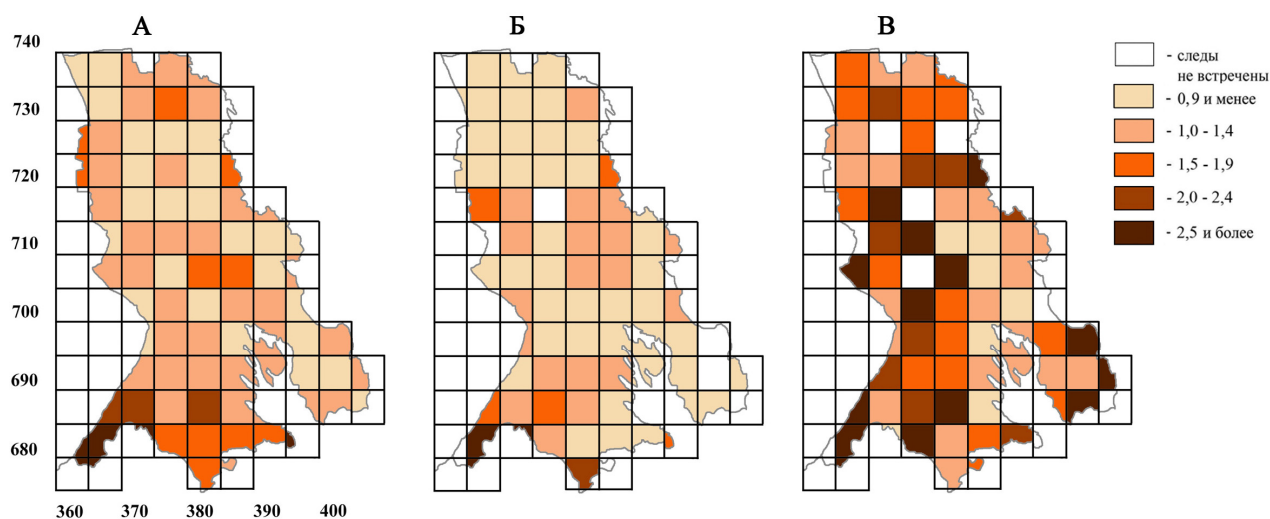


Рис. 34. Распределение и численность лисицы в Карелии в 1990-2010 гг.: А – среднее, Б – год наименьшей, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута (по: Данилов, 2005 с дополнениями)

ностью этих мест человеком, а потому и сравнительно большей площадью антропогенных ландшафтов с одной стороны, а с другой высокими кормовыми достоинствами морского побережья, обеспечивающего хищника падалью разного происхождения. Довольно высока также численность мелких млекопитающих в прибрежных лесах и птиц, гнездящихся на побережье и островах.

В центральных и северных районах Карелии и Архангельской обл. особенно в удаленных от моря и мало освоенных человеком, лисица немногочисленна – 0,9–2,2 следа на 10 км и встречается главным образом, близ населенных пунктов вдоль железных и шоссейной дорог.

Биотопическое распределение. В бесснежный период, когда лисица сравнительно хорошо обеспечена кормами, распределение хищника по биотопам более равномерно, чем зимой. Тем не менее, наиболее часто звери встречаются на полях, в кустарниках и в смешанных лесах, реже на вырубках и в ельниках (рис. 35).

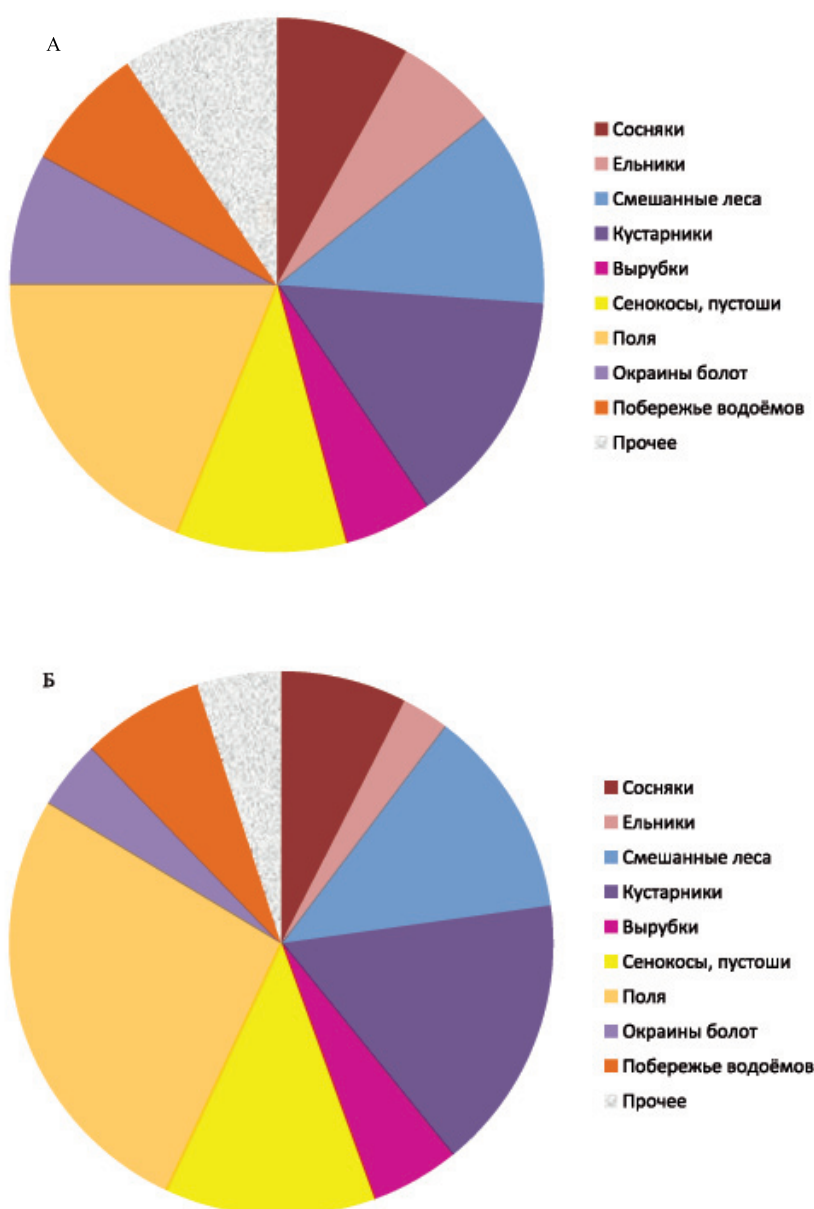


Рис. 35. Биотопическое распределение лисицы в северо-западных областях России, встреч животных и следов их жизнедеятельности, % от общего числа: А – бесснежный период, n = 224, Б – снежный период, n = 653 (по: Данилов и др., 1979)

Зимой отчетливо прослеживается тяготение лисиц к открытым и полукрытым угольям – полям и сенокосам, зарослям кустарников, смешанным лесам, но сокращается число встреч зверей в ельниках и на болотах (рис. 35). Большая неоднородность биотопического распределения лисиц зимой объясняется тем, что они предпочитают в этот трудный период держаться в наиболее богатых пищей, главным образом мелкими млекопитающими, угольях.

Движение численности. Анализ многолетних данных по численности лисицы не позволяет говорить о строгой цикличности в динамике популяции хищника. Ряд авторов (Насимович, 1948; Когтева, Морозов, 1972б; Чиркова, 1967; 1975; Ивантер, 1969; Данилов и др. 1979), вполне убедительно показали, что периодичность колебаний численности лисицы наиболее выражена на северной периферии ее ареала. Здесь значительно уже спектр питания хищника, а численность его основных жертв – мышевидных грызунов подвержена периодическим изменениям с более четкой выраженной цикличностью. Так, на Кольском п-ове подъемы и спады численности рыжей полевки – вида доминирующего среди мелких млекопитающих а, соответственно, и в питании лисицы – следуют через 4 года, такая же периодичность прослеживается и в изменении численности лисицы (Насимович, 1948). Другим свидетельством такой зависимости и ритмичности колебаний численности хищника служат данные заготовок его шкур (рис. 36).

Несмотря на отсутствие ритмичности в изменении численности лисицы в южных районах, связь этих изменений с обилием мышевидных грызунов, а иногда и зайца, прослеживается и здесь (Ивантер, 1969б; Когтева, Морозов, 1972б). Рассматривая данные заготовок шкур лисицы и принимая соответствие числа заготовленных шкур с численностью вида, можно сказать, что малые подъемы численности хищника происходили через 3, а большие – через 6 лет (рис. 36). Довольно близка к названным и периодичность колебания численности лисицы в Архангельской обл., где «низкие» пики повторялись через 2–4 годы, а «высокие» через 6–8 лет (Чиркова, 1975).

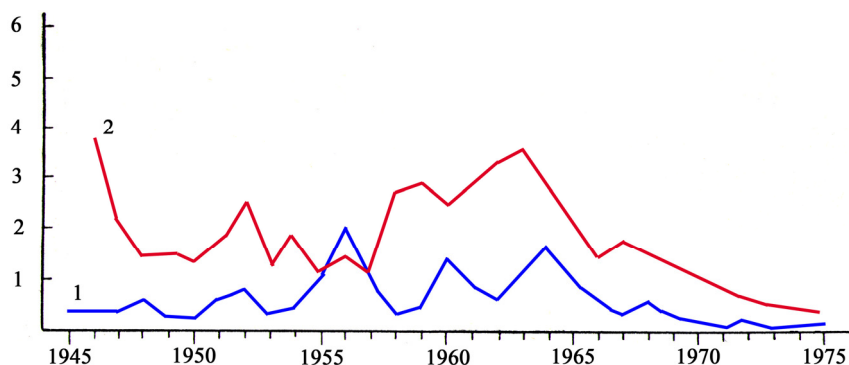


Рис. 36. Динамика заготовок шкур лисицы в Мурманской (1) и Псковской (2) областях. По оси абсцисс – года, по оси ординат – число шкур, тыс. шт. (по: Данилов и др., 1979)

Мы попытались проследить изменения численности лисицы и связь их с «урожайностью» тех или иных жертв в южной Карелии (Приладожье), где многие годы ведется учет численности мелких млекопитающих (Ивантер, 1975; Ивантер и др., 1985; Данилов, 2005). Оказалось, что в ряде случаев можно увидеть согласованные изменения численности лисицы и мелких млекопитающих с тайм лагом в один год. Данное явление – отставание подъема численности хищника от такового основной жертвы обычно для хищников, особенно становящихся половозрелыми в возрасте менее года. В таком случае в год высокой численности жертвы наблюдается высокая выживаемость молодняка, сохранении хорошего состояния сеголетков, позволяющее им на следующий год реализовать потенциал размножения, что и определяют подъем численности хищника через год после «урожая» жертвы. Прослеживается также определенная согласованность хода численности хищника и зайца-беяка (рис. 37).

Вместе с тем, анализируя численность лисицы в Карелии, можно заметить, что изменялась она в неопределенном ритме с небольшой амплитудой – в пределах от 1,3 до 4,2 следа на 10 км маршрута. Лишь в начале 1960-х и 1970-х годов показатель учета заметно возрастал, но и тогда он увеличивался по сравнению с предыдущим годом всего на 33–52 % (Данилов и др., 1978).

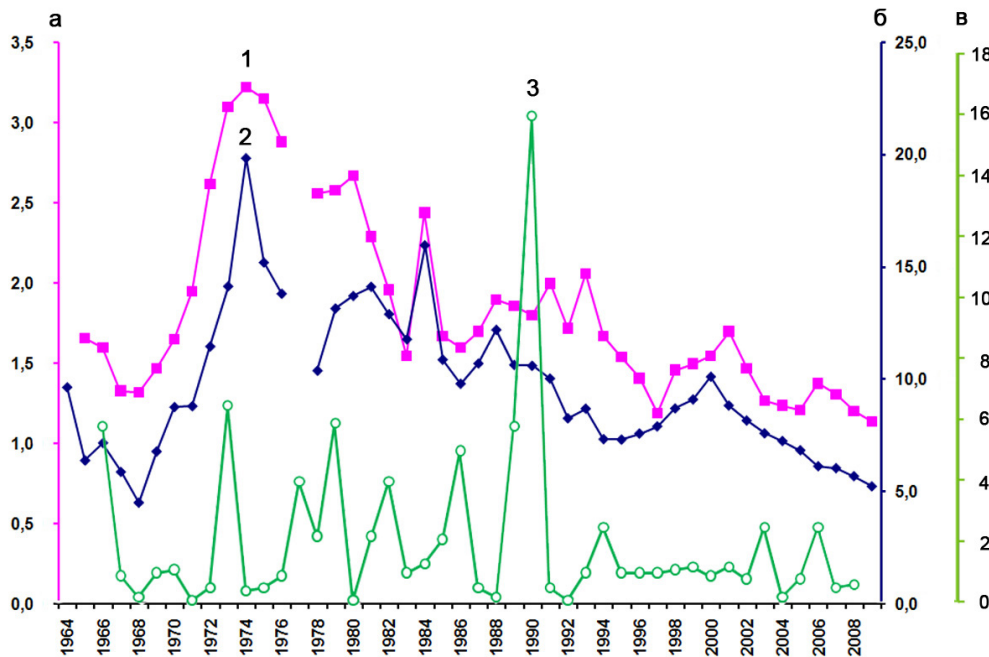


Рис. 37. Изменения численности лисицы (1), зайца-беляка (2) и полевки (3) в Карелии. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – лисица, по оси ординат б – заяц-беляк, следов на 10 км маршрута, по оси ординат в – полевки, экз. на 100 ловушко-суток (по: Данилов, 2005; Ивантер, Макаров, 2001 с дополнениями)

Существенное влияние на изменение численности лисицы оказывают климатические факторы, паразиты и болезни. На севере это, прежде всего глубина и состояние снегового покрова, затрудняющее как добывания корма, так и само передвижение животных. Это обстоятельство отмечалось еще А. А. Насимовичем (1948) для Кольского п-ова, где снежная зима, особенно при дефиците корма, становилась бедствием для лисиц.

На лисице паразитирует довольно много различных эктопаразитов. Среди них немало опасных хранителей и переносчиков болезней, опасных для человека и домашних животных. Особенно широкое распространение среди лисиц приобрел чесоточный зудень. До начала 1950-х годов этот паразит отмечался только в Эстонии (Герасимов, 1953). В 1952–1954 гг. первые случаи зудневой чесотки были зарегистрированы на юге Псковской обл., но уже через 10 лет – в 1962–1966 гг. больных зверей отмечали на Карельском перешейке и в Лодейнопольском р-не Ленинградской обл. (Чиркова, 1957; Когтева, Морозов, 1972б). В конце этого десятилетия болезнь достигла Карелии, а к середине 1970-х годов распространилась до г. Сегежи (65° 45 с.ш.) и стала обычной в южной и средней частях республики. Таким образом, всего за 20 лет зудневая чесотка распространилась на север почти на 800 км (Данилов и др., 1979). В середине 1990-х годов наметился спад эпизоотии на северном пределе ее распространения.

По мере расширения эпизоотии росла и смертность животных от нее. Так, если в 1948–1966 гг. по этой причине погибло 31,4 % зверей от общего числа лисиц, найденных погибшими (Когтева, Морозов, 1972б), то в середине 1970-х годов смертность лисиц от этой болезни достигла 82 % (Данилов и др., 1979).

Лисица болеет бешенством, хотя севернее 61 с.ш. случаи этой болезни неизвестны, чумой, бруцеллезом, ей свойственны и многие другие инфекции. Однако смертность от всех этих болезней не носит массового характера и в северо-западных областях не превышает 5 % от общего числа животных, найденных погибшими (Когтева, Морозов, 1972).

Естественные враги лисицы это волк, рысь, россомаха, но их влияние на численность лисицы не может считаться существенным. В целом гибель ее от более крупных хищников не превышает 6 % от общего числа погибших животных (Когтева, Морозов, 1972).

Практическое значение. Красная лисица всегда была одним из основных объектов промысловой и спортивной охоты. В начале XIX столетия в Олонецкой губернии ежегодно заготавливали 2400–2900 лисьих шкур, а в начале 20-го – до 1000 экз.. В последующие годы заготовки шкур сократились. Общее снижение промыслового использования популяции отмечалось на всем Европейском Севере уже в середине – конце 1960-х годов, но особенно в начале 1970-х. В Карелии в сезон 1974–1975 годов было закуплено всего 172 шкурки лисиц (Данилов и др., 1979). Уже тогда основной причиной сокращения промыслового использования вида была низкая закупочная цена шкурки. В наши дни к ней добавился и распад системы заготовок шкур пушных зверей, которая осуществлялась потребительской кооперацией в рамках государственной монополии.

Однако значение лисицы в охотничьем хозяйстве не ограничивается только ценой ее шкурки. Это прекрасный объект спортивной охоты с гончими и норными собаками, с манком, на приваде, ходовой охоты по полям, с флажками и др.

Об отрицательном влиянии лисицы на численность дичи – зайца, тетеревиных, водоплавающих птиц можно говорить лишь применительно к высокорганизованным охотничьим хозяйствам, где практикуется разведение дичи и осуществляется содействием ее естественному воспроизводству. На территории таких хозяйств численность лисицы следует ограничивать. В хозяйствах же широкого профиля лисица должна быть обычным охотничьим зверем и естественным компонентом экосистем.

Енотовидная собака – *Nyctereutes procyonoides* Gray⁴

Бурый медведь – *Ursus arctos* L.

Распространение. Численность. Распространение бурого медведя в Северной Европе за последнее столетие претерпевало значительные изменения, выразившиеся в сокращении ареала его фрагментации. Всю первую половину прошлого века численность этого хищника в Скандинавских странах и в Финляндии стремительно сокращалась. В результате медведь полностью исчез в Норвегии, в Швеции его численность не превышала 200 особей, и популяция была фрагментирована на четырех изолированных друг от друга группировки (Swenson et al., 1995). В Финляндии к середине 1960-х гг. оставалось не более 150 медведей (Pulliainen, 1997). Позднее в этих странах был предпринят ряд мер по восстановлению вида, что привело к увеличению его численности в Швеции до 1000 особей и появлению хищника на пограничных территориях Норвегии (Waits et al., 2000). В Финляндии к середине 1990-х гг. насчитывалось уже 750 зверей (Pulliainen, 1997), а к началу нового тысячелетия их стало почти 900 (Копач и др., 2007). На Европейском Севере России серьезных изменений распределений и численности не наблюдалось в течение всего минувшего столетия (Новиков, 1970; Верещагин, 1972; Данилов, 1981; 1988; 1994; 2005; Данилов и др., 1979; 1993; Данилов, Тирронен, 2007).

В распределении медведя прослеживается определенная закономерность – на севере региона численность зверей ниже, чем на юге. Это связано с изменением ландшафтно-экологических условий, а так же с прямым и косвенным антропогенным воздействием на популяцию и среду ее обитания. На севере преобладают довольно простые экосистемы, представленные в основном, сосняками и моховыми болотами, с ограниченными кормовыми условиями для медведя. Для юга региона напротив, характерна мозаика биотопов из ельников, сосняков, смешанных и лиственных лесов, вырубок, сельскохозяйственных угодий и перелесков, обеспечивающих медведя разнообразной растительной и животной пищей и убежищами. (Danilov, Tirkonen, 2007).

На Кольском п-ове медведь обитает по всей лесной части полуострова в том числе и в горных тундрах, а к северу встречается примерно до линии соединяющей Никель – Мурманши – Ловозеро – далее по реке Поной до Белого моря. По долинам рек медведи заходят еще севернее – в тундру (рис. 38). Численность бурого медведя в Мурманской области остается довольно стабильной на протяжении 3–4-х десятилетий. По оценке О. И. Семенова-Тян-Шанского (1982) в 1980-е годы здесь было около 400 медведей, в настоящее время их число не превышает 500 особей (Макарова, Хохлов, 2008).

⁴ Описание вида дается в подразделе «Новые виды».

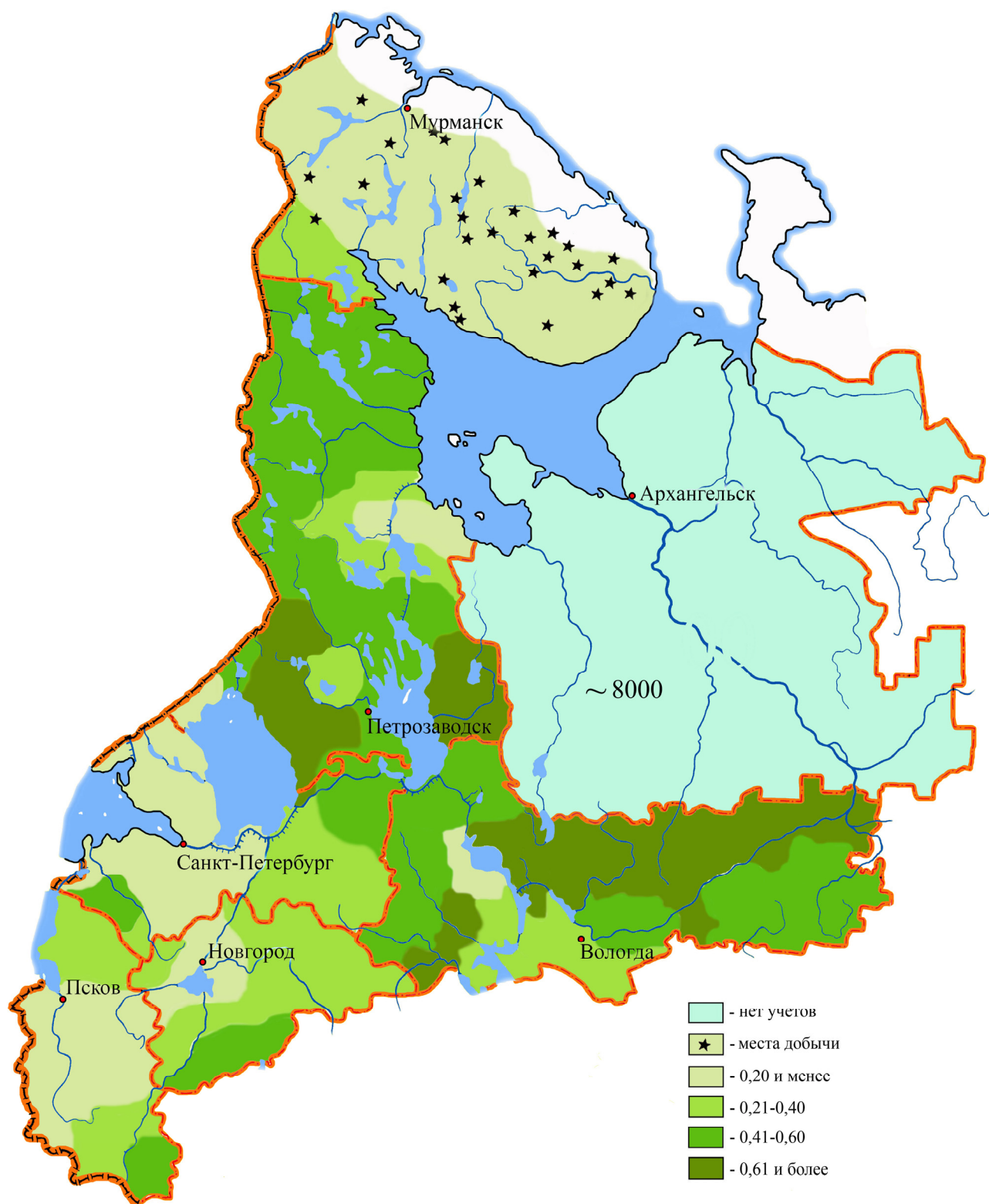


Рис. 38. Численность и распределение бурого медведя в Карелии, Мурманской, Ленинградской, Псковской, и Новгородской областях, экз. на 1000 га, и места добычи зверей на Кольском п-ове (наши данные). Для Архангельской области приведена экспертная оценка численности хищника (по: Губарь, 2007; Рыков, 2008)

Всего сто лет назад – в конце XIX – начале XX столетий медведь был полностью истреблен в юго-западном Приладожье (Карелия), на Карельском перешейке (Ленинградская обл.) и на смежной территории Финляндии.

Возвращение медведя в эти места и восстановление ареала вида началось в 1960-е годы, когда звери стали изредка появляться на Карельском перешейке (Новиков и др., 1969). В середине следующего десятилетия встречи зверей здесь участились, как и на юго-западе Карелии (Данилов и др., 1979). В конце 1980-х на этих территориях медведь стал охотничьим зверем (Danilov, 1990). Восстановление ареала и численности вида стало возможным благодаря полному запрету охоты и охране.

Необходимо отметить, что примерно с середины 1960-х, но особенно в 1970–1980-е годы наблюдалось повсеместное увеличение численности медведя в центральных областях Европейской части России (Лавров, 1975; Филонов, 1981; Сивко, 1983; Лобачев и др., 1991; Пажетнов, 1993; Данилов и др., 1979; 1993). Это было связано с регламентацией охоты на медведя: введением лицензионной системы отстрела, ограничением сроков охоты, запретом добычи медведиц, имеющих медвежат-сеголетков.

До середины 1950-х годов численность медведя в Карелии не оценивалась. По данным Г. А. Новикова с соавторами (1969) в начале 1960-х в республике насчитывалось 830 медведей. Н. К. Верещагин (1972), определяя численность медведя по данным заготовок его шкур, полагал, что в конце 1960-х в Карелии обитало 1120 медведей. По сведениям собранным Госохотинспекцией в тот же период в регионе насчитывали 1240 зверей. Несколько большие цифры – 1500–1700 экз. назывались П. И. Даниловым (Данилов и др., 1972).

Впервые реальная инвентаризация населения медведя по составленной нами методике была проведена в 1974–1976 гг. В результате плотность населения медведя в южной Карелии определена в 0,54 экз. на 1000 га, на севере этот показатель был ниже – 0,44 экз. на 1000 га лесной площади, а общая численность зверей была оценена в 2500–2700 медведей (Данилов и др., 1979).

Повторно учеты численности животных проводились дважды через каждые 10 лет – в 1984–1987 и в 1994–1996 гг. (Danilov, 1990; 1992; 2002). В последующем их стали проводить ежегодно в каждом охотничьем хозяйстве по модифицированной нами методике (Данилов и др., 1979; 1985; 2002). Сравнительный анализ материалов по численности и распределению вида в течение 30 лет не выявил сколько-нибудь серьезных изменений населения медведя за годы наблюдений. Всего в настоящее время в Карелии насчитывается немногим более 3000 зверей (Данилов, 2003; 2005; Данилов и др., 2008).

В лесной зоне Архангельской обл. бурый медведь встречается повсеместно, однако точных сведений о плотности популяции и размещении хищника по территории области нет. По заключению ГУ Центрохотконтроль (экспертная оценка) численность вида в области не превышает – 9000 особей (Губарь, 2007).

Первые оценки численности медведя в Ленинградской области определяли численность вида в 500–600 особей (Новиков и др., 1969; 1970), позднее Н. К. Верещагин (1972) назвал несколько большую цифру 660 особей. В начале 1990-х годов население медведя в области оценивалась в 1500–1800 (Данилов и др., 1993), а в настоящее время – в 1700 особей (Губарь, 2007). Наименьшая плотность населения вида наблюдается на Карельском перешейке, в центральных районах и вдоль южного побережья Финского залива, наиболее многочислен медведь на севере и востоке области.

По данным Россельхознадзора Вологодской области (<http://www.northernforum.org/servlet/download?id=3171>) почти на всей ее территории плотность населения медведя стабильно высокая в среднем – 0,7, а в отдельных угодьях достигает 1,2 экз./1000 га и только вокруг г. Вологды она составляет – 0,2–0,4 экз./1000 га. Общая численность бурого медведя в Вологодской области 7000 особей (Губарь, 2007).

В Новгородской области численность медведя в начале 1990-х гг. оценивалась в 900–1000 экз. (Данилов и др., 1993). По экспертной оценке последних лет здесь обитает около 1400 животных (Губарь, 2007). Наибольшая плотность вида отмечается на юге и востоке области.

В Псковской, наименее лесистой, области плотность населения медведя невысока, но, так же как и на большей части ареала вида в последние десятилетия его численность находится на подъеме. В начале 1990-х гг. здесь насчитывалось 400–500 (Данилов и др., 1993), сейчас их здесь более 1000 особей (Губарь, 2007).

Биотопическое распределение. Медведи предпочитают территории с пестрым составом стадий на слабовсхолмленном рельефе, с сетью ручьев, рек, озер. Однако из всего многообразия биотопов, в которых регистрируется пребывание медведя, он отдает предпочтение спелым и перестойным ельникам, захламленным буреломом и ветровалом, зарастающим вырубкам, смешанным и лиственным лесам (рис. 39). Медведи практически не бывают лишь на открытых пространствах свежих вырубок. Однако через 3–5 лет, когда на них увеличивается урожайность брусники, краины зарастают малиной, а в пнях и валежнике в массе размножаются короеды, муравьи, другие беспозвоночные и начинается возобновление древесной растительности, что повышает защитность этих стадий, встречи зверей здесь становятся обычными. В Прибеломорье на приморской террасе следы медведей часто встречаются вдоль берега моря на литорали в период отлива.

Чрезвычайно привлекательны для медведя овсяные и овсяно-гороховые поля, и хотя площади таких полей, особенно на севере, незначительны, а время вегетации и стояния злаков непродолжительно (их быстро скашивают на зеленый корм или силос), возле них собирается большое число медведей, приходящих из весьма отдаленных угодий. Судя по встречам экскрементов медведей, содержащих овес, звери ходят на поля за 4–6, а иногда и за 10–15 км. На поле нередко жирует несколько зверей одновременно; нередко случалось наблюдать по 3–5 и даже 9 медведей на поле размером 0,7–1,5 га.

В конце лета – осенью медведи охотно посещают и поля с многолетними травами (клевером, тимopheевкой), где они кормятся отавой.

В стационном распределении медведей во всех областях края имеется много общего (рис. 39). Повсеместно наблюдается их приуроченность к спелым еловым и смешанным хвойно-лиственным лесам, зарастающим вырубкам, окраинам болот (Вайсфельд, 1993; Данилов и др., 1979; 1993).

На основании изучения биотопического распределения медведя мы попытались оценить пригодность и качество той или иной территории для вида. Для северно-западных областей России оптимальными участками следует считать достаточно большие (не менее 20–30 тыс. га) площади, включающие в себя комплекс разнообразных биотопов. Не менее половины лесов должны быть представлены приспевающими и спелыми насаждениями (рис. 39).

Динамика численности. Ежегодные учеты численности медведя на больших площадях были организованы только в Карелии и были начаты в 1996 г. Эти материалы, а также периодическая оценка населения медведя, упомянутая ранее, и почти сорокалетние стационарные наблюдения на модельных территориях не выявили сколько-нибудь значительных изменений численности медведя на изучаемой территории (Данилов, 1981; 1988; 2003; 2005; Данилов и др., 1979; 1993; Данилов, Тирронен, 2007).

Косвенным подтверждением этого заключения стали материалы мониторинга экологической структуры популяции медведя. Так, возрастная структура популяции бурого медведя – зверя, живущего довольно долго, и долго сохраняющего способность к воспроизводству, очень сложна. Для суждения о её динамике мы использовали данные встреч медведей и измерений их следов. Исследования показали, что довольно точно можно выделить четыре возрастных категории: 1 – сеголетки (ширина отпечатка передней лапы 6–9 см), 2 – лончаки – возраст 1 год 2 мес. – 1 год 8 мес. (9,5–11,5), 3 – пестуны и взрослые (12–17), 4 – старые (ширина отпечатка передней лапы более 17 см.). Дополнительно идентифицируются медведицы с сеголетками и лончаками. Последнее, хотя и косвенно, дает представление о доле размножающихся самок в популяции. Анализ данных за все время наблюдений в Карелии показал, что значительных изменений возрастной структуры популяции хищника не происходило (рис. 40). Отмечается преобладание взрослых животных – немногим более 50 % популяции, вторая по численности категория – молодые животные 31–38 %, самая малочисленная группа – старые звери 11 %. Доля взрослых самок составляет 18 % (Данилов, 1988, 1994, 2005; Danilov, Tirronen, 2007).

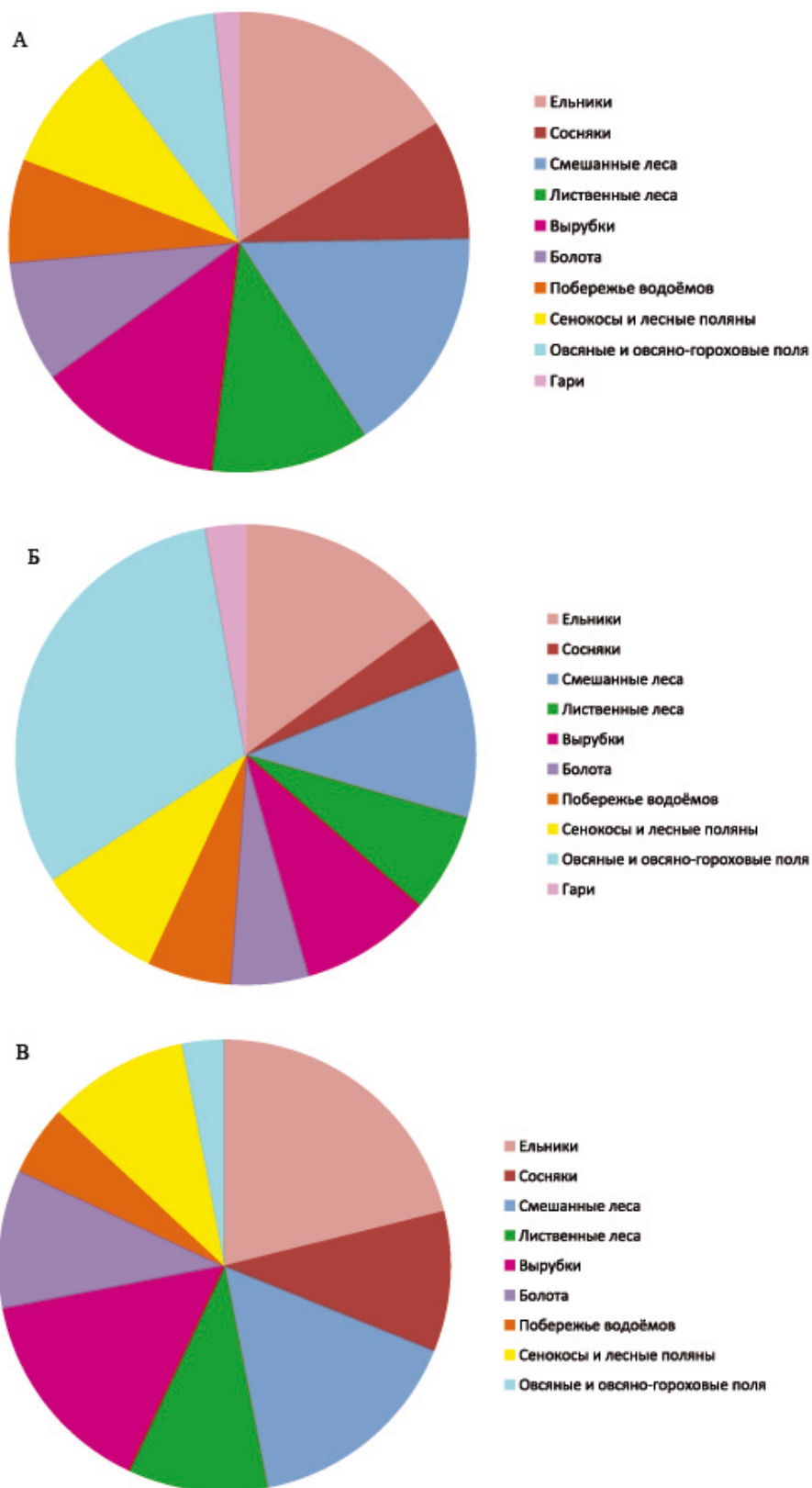


Рис. 39. Биотопическое распределение медведя, встречи зверей и следов их пребывания, %:
А – в Карелии (n = 1444), Б – в Новгородской и Псковской обл. (n = 202), В – состав биотопов,
необходимый для существования медведя в Европейской тайге, % (по: Данилов, 1994)

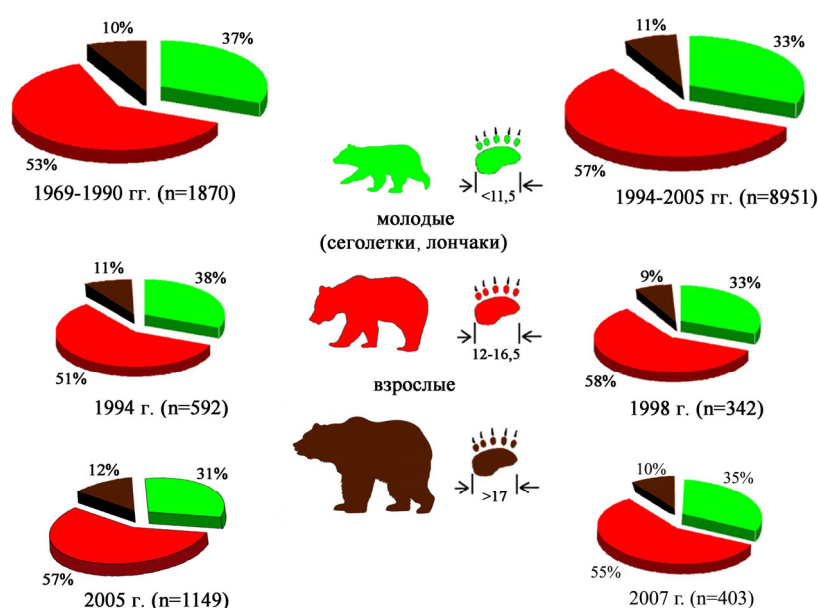


Рис. 40. Динамика возрастной структуры популяции медведя в Карелии (по: Данилов, 2003; Данилов, Тирронен, 2007 с дополнениями)

Если обратиться к данным заготовок медвежьих шкур, как косвенному показателю изменения численности вида, то можно констатировать, что годами максимальной добычи медведя в Олонецкой губернии в XIX столетии были: 1882, 1888, 1891; а в 20-м: 1933, 1940, 1953, 1958. Затем началось падение заготовок сначала из-за крайне низких цен на шкуры (1960–1976 гг.), а в последующем – с 1976 г., в связи с введением лицензионной системы охоты. С тех пор наибольшее число медведей было добыто в 1979, 1987, 1992, 1996, 1998, 2000, 2003 годах (рис. 41).

Не отрицая известной субъективности в суждении о динамике численности зверей по данным заготовок шкур, мы все-таки считаем возможным сделать на их основе заключение об отсутствии какой-либо периодичности в колебании численности медведя в Карелии.

Использование ресурсов. Общий размер охотничьего использования популяции медведя на всем пространстве Европейского Севера России до недавнего времени был невелик – 3–5 % и не мог влиять на численность вида. Тем не менее, использование ресурсов крайне неравномерно и на отдельных, наиболее доступных территориях достигает 20–25 % локальной численности. Одновременно в отдаленных, малонаселенных местностях плотность населения медведя весьма значительна, а его использование не достигает и 1 % от общей численности (Данилов и др., 1985; Данилов, Тирронен, 2007). Здесь основным регулятором численности становится расселение молодых животных. Именно в результате дисперсии молодых в приграничной с Россией зоне Финляндии регистрируется значительный приток молодых животных, о чем говорилось ранее.

В последние годы интенсивность использования популяции медведя растет в связи с ростом популярности этой охоты и развитием охотничьего туризма. В результате в ряде мест возникает необходимость ограничения размера использования. При этом следует учитывать: состояние численности, стабильность прироста популяции, ее возрастную структуру и емкость угодий.

При расчете последнего показателя нужно, прежде всего, исходить из достаточности жизненного пространства, оценивая его на основе анализа композиции биотопов, территориальной структуры населения медведя и размеров участков его обитания (Данилов, 1994). Именно пространственная организация конкретной популяционной группировки животных должна стать основным экологическим параметром при определении емкости угодий, так как этот показатель включает в себя и кормовые, и защитные свойства территории.

Поскольку молодые, неполовозрелые звери обитают на территориях взрослых, предпочтительнее при охоте изымать именно данную группу животных. Это позволит сохранить стабильность территориальной и социальной структуры популяционной группировки и обеспечит ее

долговременное существование. Более того, как показали исследования американских зоологов, подтвержденные впоследствии шведскими специалистами, изъятие крупного самца-резидента приводит к появлению на данной территории нового «хозяина», который активно преследует медведиц с медвежатами-сеголетками и убивает медвежат. Медведица, потерявшая медвежат, довольно быстро приходит в течку, что дает шанс новому резиденту спариться с ней и тем самым начать воспроизводство новых генераций животных. Такая смена резидентов неизбежно ведет хотя и к временному, но падению численности животных на определенной территории.

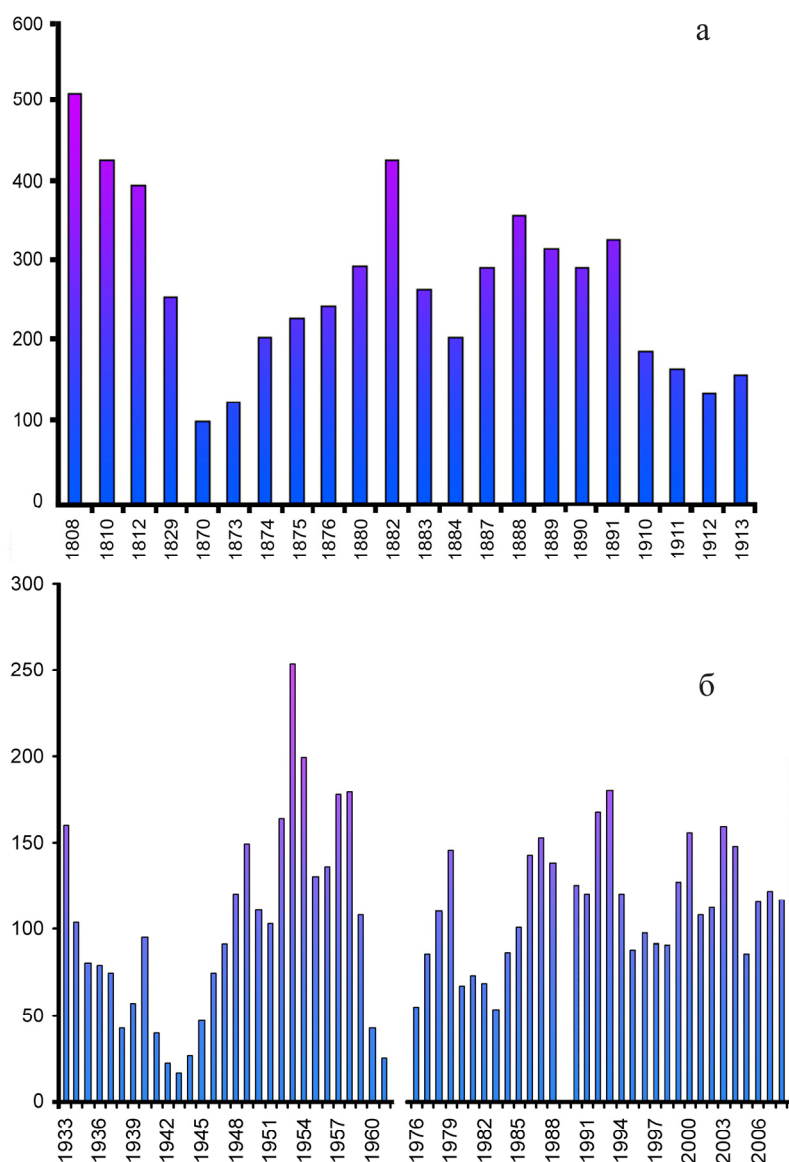


Рис. 41. Динамика добычи медведя в Олонецкой губернии (а) и в Карелии (б)
(по: Силантьев, 1898 с дополнениями; Данилов, 2005 с дополнениями)

Повторяющийся отстрел крупных зверей в одном месте может привести к омоложению популяционной группировки медведя, продолжительному сокращению ее численности и потере уникальных генов из популяции.

Рысь – *Lynx lynx* L.

Распространение. Численность. В пределах Европейского Севера России северную границу ареала рыси следует проводить, начиная с Кольского п-ова, где установлены не только факты

встреч и добычи, но и размножения хищника (Макарова, Хохлов, 1990) (рис. 42). В прошлом, в XIX веке, по данным Ф. Д. Плеске (1887) рысь встречалась в лесах западной части Кольского п-ова, но была чрезвычайно редка.

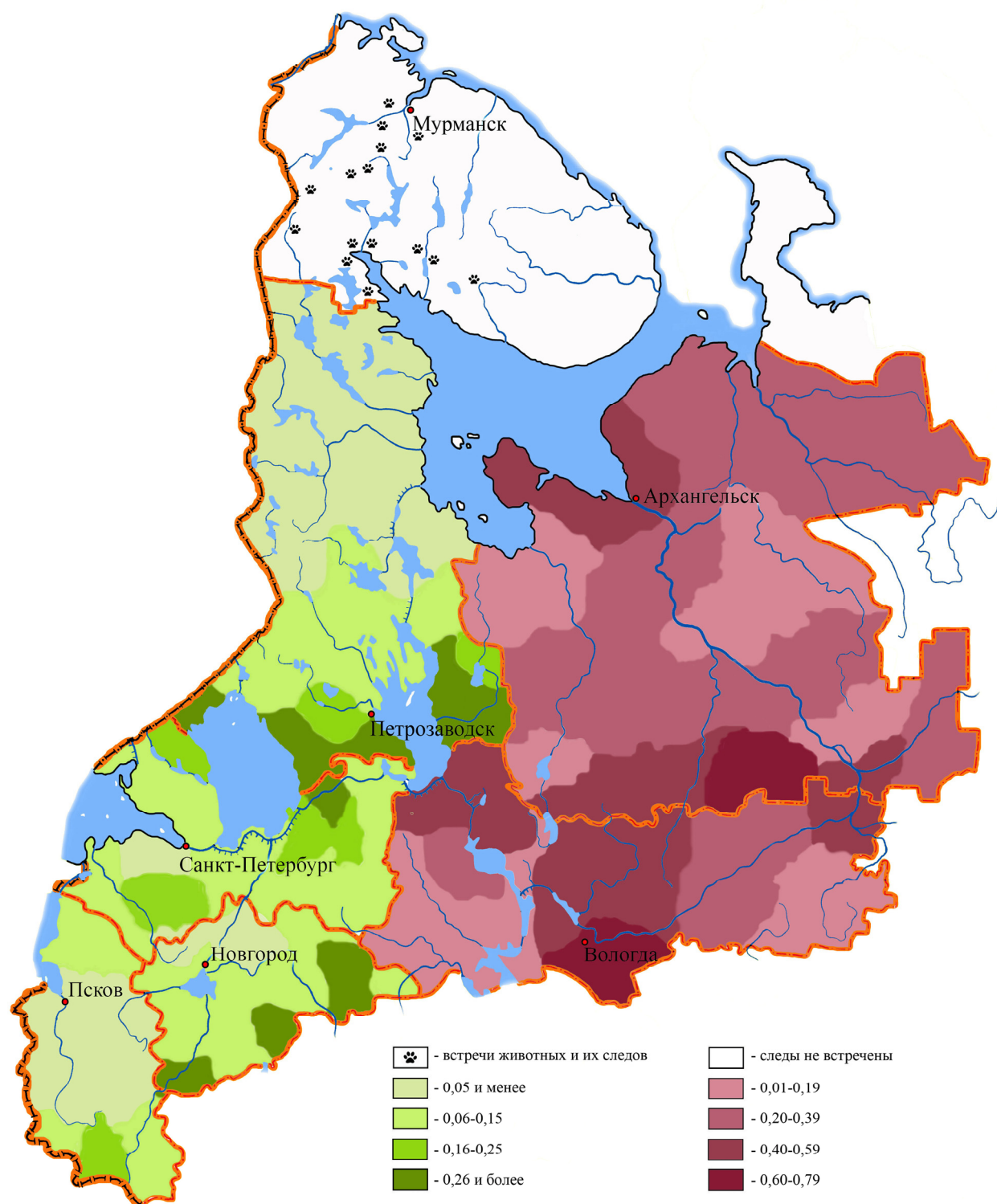


Рис. 42. Распределение и численность рыси на Европейском Севере России. Северо-западные области, экз. на 1000 га (по: Данилов и др., 2003), Архангельская и Вологодская обл., следов на 10 км маршрута (по: Матюшкин и др., 2003)

В недалеком прошлом самые северные встречи рыси и наибольшее их число отмечались на Кольском п-ове в конце 1960-х – начале 1970-х годов, когда стали известны заходы хищника в лесотундру почти до 69° с.ш. (рис. 42). Затем последовал период, когда рысь не отмечалась на полуострове несколько лет. В начале 1980-х звери и их следы вновь регистрируются в разных районах Мурманской области. Затем наступил почти 10-ти летний перерыв в информации о встречах здесь рыси и следующая серия сообщений относится уже к началу 1990-х годов (Данилов и др., 2003). Очевидное увеличение числа встреч рыси повторилось в начале нового тысячелетия. Однако, местами постоянного обитания хищника в Мурманской обл. следует считать лишь самые южные ее районы, примыкающие к Карелии. Это позволяет провести современную северную границу ареала вида по условной линии, соединяющей населенные пункты: Ковдор – Полярные зори – Умба (Данилов и др., 2003). Далее она «... переходит на восточный берег Белого моря, и, следуя ... по границе леса, направляется на восток к Печоре. В низовьях Печоры граница, по-видимому, несколько отступает от границы леса к югу ... к Уралу снижается, выходя на него в верховья Большой Сыни» (Гептнер, Слудский, 1972, стр. 395, разрядка наша).

В соседних странах – на западе ареала эта кошка проникает еще севернее. В Финляндии она встречается за 69° с.ш. (Siivonen, 1975; Nyholm, 1996; Wikman, 2008). В Норвегии, даже за семидесятой параллелью, (п-ов Врангер и м. Нордкин) существует вполне жизнеспособная группировка вида (Линнел и др., 2008; Wikan, 1994).

Это объясняется и ландшафтно-климатическими особенностями территорий и более высокой численностью зайца-беляка: Северная Финляндия – 13,5, Северная Карелия – 4,8 следа на 10 км маршрута (Danilov et al., 1996), а также присутствием здесь весьма многочисленных домашних северных оленей. Последние и стали одной из основных жертв рыси на севере Финляндии и Норвегии и обеспечивают ее существование в столь высоких широтах.

В Карелии рысь обитает во всех районах, но на севере встречается редко и не ежегодно (рис. 42). В течение 50 лет наблюдений в самом северном районе, республики, граничащим с Мурманской областью, следы рыси регистрировались: в конце 1960-х – начале 1970-х, в конце 1980-х – начале 1990-х, в конце 1990-х годов (Данилов и др., 2003), а также в 2007–2008 гг.

Совершенно очевидно совпадение по времени встреч рыси и ее следов на Кольском п-ове и на севере Карелии, более того, прослеживается 7–10-летняя периодичность регистрации здесь животных. Это дает основание связать наблюдаемые циклы с колебаниями численности зайца-беляка – основной жертвы рыси в северной тайге. В Карелии максимальная численность зайца наблюдалась в начале 1960-х, 1970-х, 1980-х и 1990-х годов. Вслед за этими подъемами – в середине названных десятилетий в средней и южной Карелии наблюдалась и высокая численность рыси. Очевидно, появление рыси в северных районах связано не только с успешным размножением местных малочисленных животных, но также с расселением молодых животных из более южных районов. Численность рыси на севере Карелии невелика. По многолетним наблюдениям она составляет в районах постоянного обитания в среднем 0,03 следа на 10 км, что связано в первую очередь с низкой плотностью населения зайца-беляка.

В средней части Карелии, где численность зайца выше, соответственно, увеличивается и численность хищника – 0,3 следа на 10 км, на юге республики, при относительной численности беляка – 17,1 следа на 10 км, соответствующий показатель для рыси составляет 0,7.

В настоящее время численность рыси в Карелии вдвое меньше по сравнению с годами ее максимальных значений (1970-е) и составляет 450 особей (Данилов и др., 2007).

В Ленинградской обл. рысь относительно многочисленна в Приладожье и некоторых южных районах (Данилов и др., 2003), всего здесь обитает 310 животных (Губарь, Мошева, 2007).

Новгородскую область хищник населяет сравнительно равномерно и с довольно высокой плотностью, а на большей части Псковской области малочислен (Данилов и др., 2003). Абсолютная численность вида в этих областях 500 и 160 особей, соответственно (Губарь, Мошева, 2007).

Большая часть Вологодской и юг Архангельской области входят в зону сравнительно высокой плотности населения хищника. (Матюшкин и др., 2003). Всего по данным ФГУ «Центрхотконтроль» в Вологодской области обитает 790 рысей, а в Архангельской – 900 (Губарь, Мошева, 2007).

Биотопическое распределение. Рысь использует самые разнообразные биотопы. Вместе с тем отчетливо прослеживается предпочтение, отдаваемое зверем смешанным, лиственным и еловым лесам, перемежающимся старыми, зарастающими вырубками, пожнями. Высокая плотность населения хищника отмечена также в мозаичных угодьях, сформировавшихся в окрестностях старых, заброшенных хуторов и деревень в прошлом весьма многочисленных на юге Карелии, Архангельской и в Вологодской обл. В таких местах зарастающие мелкоконтурные поля, луга и сенокосы, сменяются перелесками, небольшими массивами хвойных и смешанных лесов. Весьма значительны здесь и площади старых подсок, возобновившихся лиственными и смешанными лесами с густым подсадом ели, чередующиеся с вырубками различной давности (рис. 43).

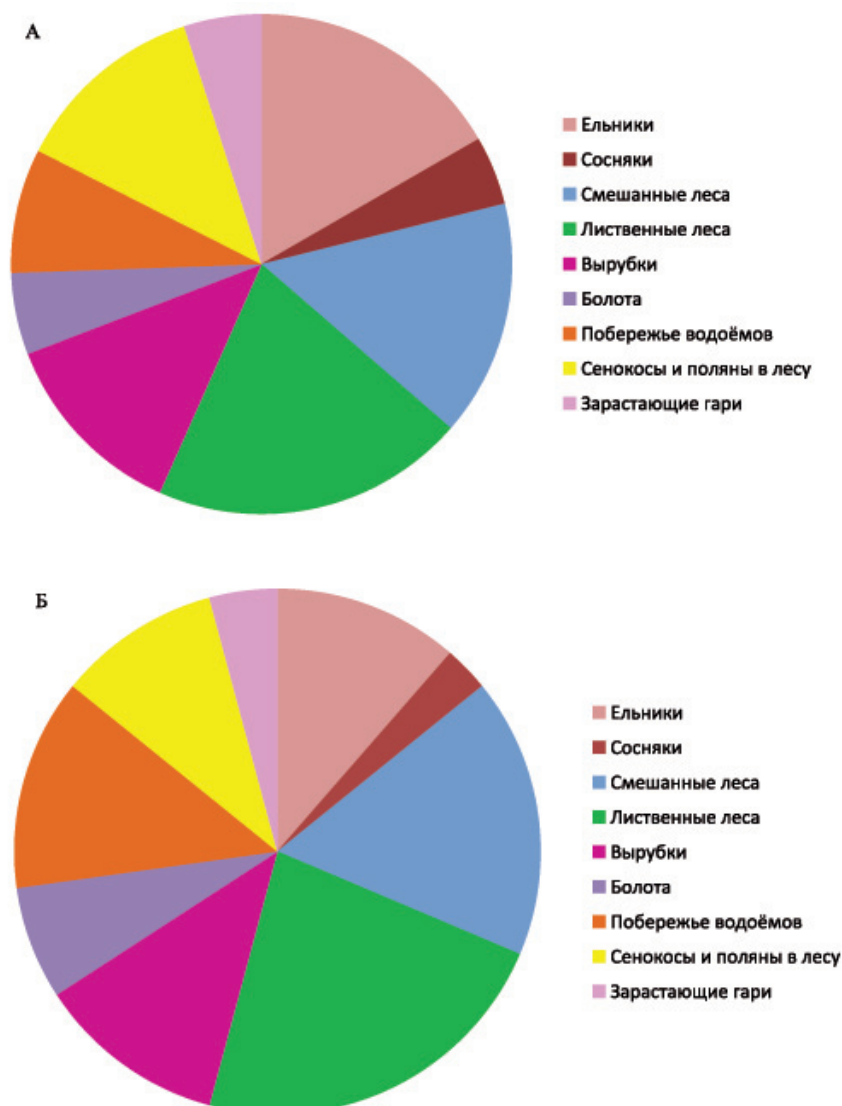


Рис. 43. Биотопическое распределение рыси, встреч животных и их следов:
А – Карелия (n = 591), Б – Псковская обл. (n = 69) (по: Данилов и др., 1979)

На севере, где преобладают сосновые леса и моховые болота, а большие пространства вырубок еще не облесились, заяц-беляк зимой концентрируется по окраинам небольших полей, сенокосов, старых вырубок, т.е. в угодьях, расположенных вблизи населенных пунктов. Здесь же встречаются и следы рыси. Таким образом, на севере рысь приурочена к стадиям антропогенного ландшафта, т.е. демонстрирует хорошо выраженную синантропность.

Динамика численности. Как уже отмечалось, изменение численности рыси по годам согласуется с обилием зайца-беляка. Особенно тесная корреляция прослеживается там, где этот вид жертвы составляет не менее 50 % рациона хищника. В исследуемом регионе это, прежде всего южная и средняя Карелия.

Размах колебаний численности рыси в этих частях Карелии по годам невелик, от 0,2 до 0,6, при среднем многолетнем показателе – 0,4 следа на 10 км маршрута. Последовательность изменений численности хищника подчиняется известному правилу – подъемы наблюдаются уже на фоне падения численности жертвы. Периодичность колебаний та же, что и у зайца-беляка – 9–10 лет (рис. 44). Влияние других биотических факторов (враги, конкуренты и др.) незначительно и описано нами довольно подробно ранее (Данилов и др., 1979, 2003).

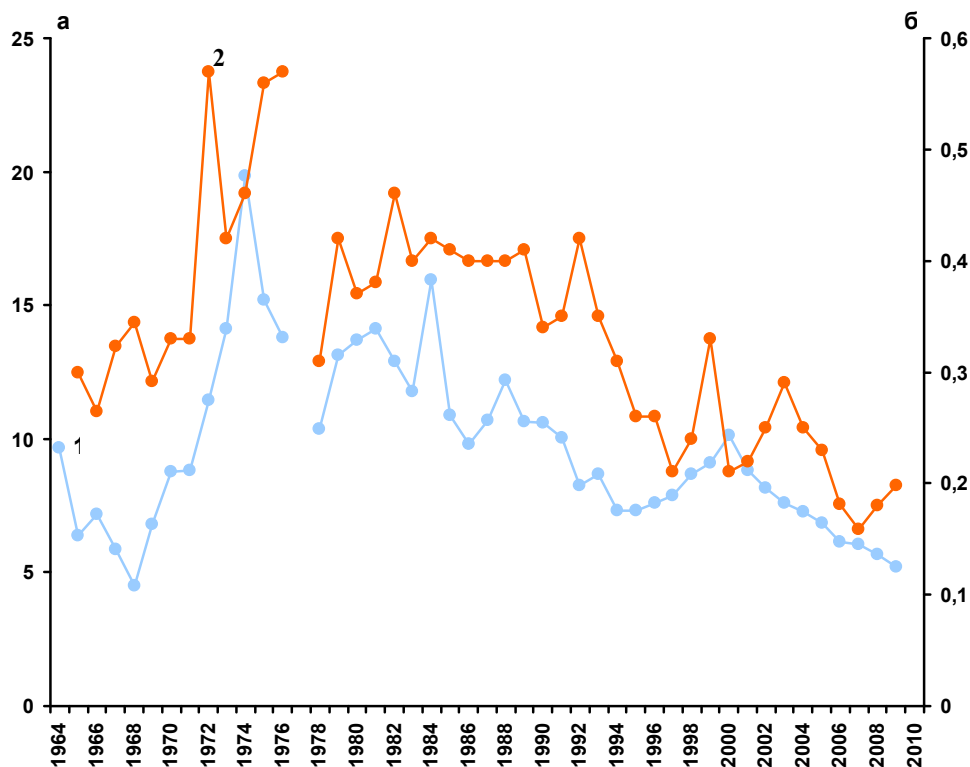


Рис. 44. Изменения численности зайца-беляка (1) и рыси (2) в Карелии: по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – численность зайца, б – рыси, следов на 10 км маршрута (по: Данилов и др., 2003 с дополнениями)

Практическое значение. Рысь – ценный охотничий зверь, но значение ее в охотничьем хозяйстве в последние годы все менее и менее определяется стоимостью продукции этой охоты, т. е. шкуры рыси, а все более ценностью ее как охотничьего трофея.

Собственно промысел рыси и в прошлом никогда не имел существенного значения в охотничьем хозяйстве региона. Даже в годы максимальной добычи животных и централизованных заготовок шкур рыси (1950-е – начало 1960-х годов нашего столетия), во всех областях Европейского Севера России в год заготавливали не более 500 (в среднем – 415) шкур, а их относительная стоимость в общем объеме пушных заготовок не превышала 1 %.

В настоящее время централизованных заготовок пушнины, не существует, весьма низки и цены на всю т. н. «дикую» пушнину, поэтому определить размер добычи рыси в регионе совершенно невозможно. Судя по косвенным данным, в год на всем Европейском Севере добывается не более 100–120 рысей (легальная добыча в сезон 2005–2006 гг. составила всего 11 особей (Губарь, Мошева, 2007)).

В последние годы, в связи с глубокой депрессией численности хищника на севере региона, предприняты некоторые меры по охране рыси: с 1982 г. полностью запрещена охота в Мурманской области, а с 1995 г. – в Карелии.

Горноста́й – *Mustela erminea* L.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. На Европейском Севере горноста́й распространен повсеместно, в том числе и на крупных островах Белого моря, а северная граница ареала вида совпадает с береговой линией Баренцева и Белого морей.

Плотность населения вида в южных районах несколько выше, чем в северных. В последних показатель учета горноста́я в среднем составлял 1,0 следа на 10 км маршрута, в центральных – 1,2, а в южных – 1,7. Невысокая численность вида (0,6–1,7 на 10 км) характерна для наименее освоенных в сельскохозяйственном отношении районов с господством хвойных лесов и моховых болот (Кольский п-ов, северные районы Карелии) (рис. 45). Выше численность в южных районах Карелии а также в Вологодской, Ленинградской, Новгородской обл. (0,8–3,2 следа на 10 км), где вследствие интенсивной антропогенной трансформации биотопов они формируют для горноста́я более благоприятную среду обитания. Это – сельскохозяйственные угодья, опушки леса, смешанные насаждения по берегам водоемов, заброшенные сенокосы и пожни, возобновляющиеся вырубki (рис. 46).

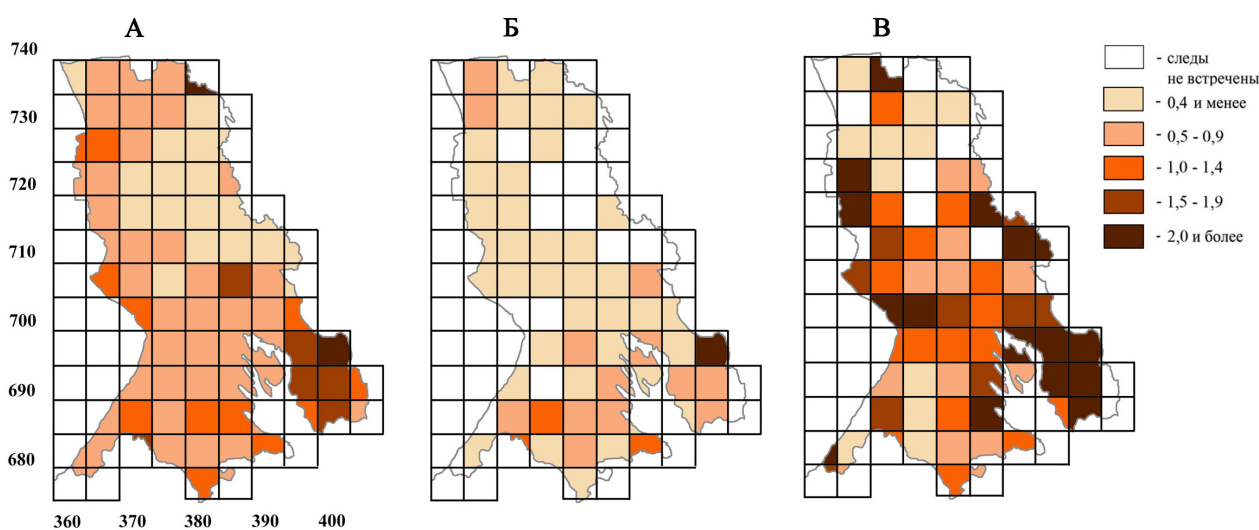


Рис. 45. Распределение и численность горноста́я в Карелии в 1990-2010 гг.:
А – среднее, Б – год наименьшей, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута



Рис. 46. Биотопическое распределение горноста́я зимой в Карелии, встречаемость следов, %
(по: Данилов, Туманов, 1976)

Распределение горностая изменяется по годам в соответствии с изменением распределения и численности мышевидных грызунов. Так в годы «неурожая» основных жертв горностая хищники встречаются преимущественно в стациях переживания полевков – по окраинам сельскохозяйственных угодий, опушкам леса, берегам водоемов, окраинам населенных пунктов. В годы обилия полевков следы хищника встречаются во всех типах угодий.

Динамика численности. Численность горностая значительно колеблется по годам. Основным фактором, определяющим эти флуктуации, является состояние кормовой базы хищника.

На севере изменения его населения выражены гораздо отчетливее, чем на юге и полностью определяются численностью основных объектов его питания – мышевидных грызунов (рис. 47). Южнее, где спектр питания хищника расширяется за счет других кормов, эта зависимость нивелируется (рис. 48).

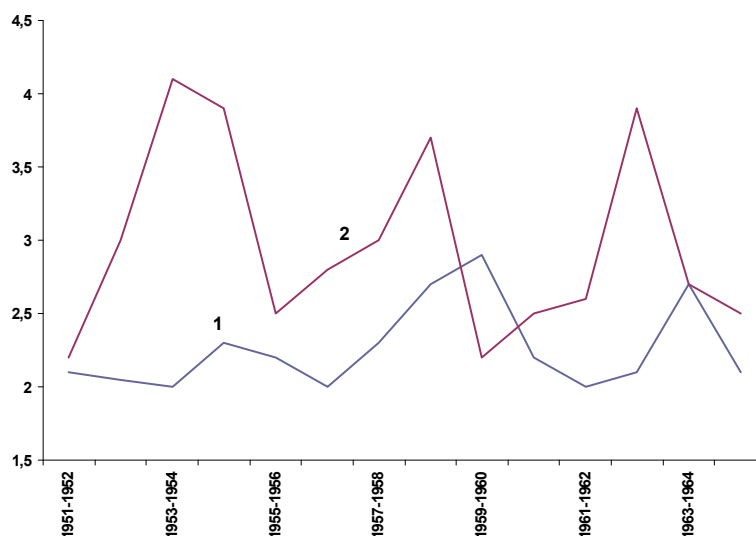


Рис. 47. Изменения численности горностая (1) и мышевидных грызунов (2) в Мурманской обл. (балльная оценка ВНИИОЗ). По оси абсцисс – годы, по оси ординат – численность, баллы (по: Данилов, Туманов, 1976)

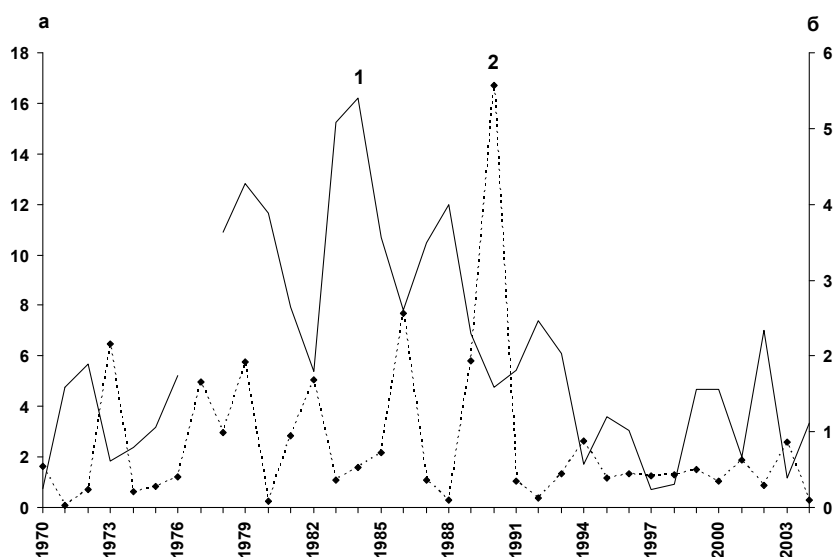


Рис. 48. Изменение численности горностая (1) и мышевидных грызунов (2) в южной Карелии. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – численность мышевидных грызунов, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б – численность горностая, следов на 10 км маршрута (по: Данилов, 2005 с дополнениями; Ивантер, Макаров, 2001 с дополнениями)

Флуктуации численности имеют не совсем определенную ритмику. Просматриваются два цикла – один с продолжительностью 3–4 и второй 6–7 и даже 10 лет. Амплитуда колебаний достигает 6-кратной величины. Ведущим фактором, определяющим эти колебания, следует признать трофический. Его влияние по результатам дисперсионного анализа составляет 26 % при $P > 0,99$ (Данилов и др., 1978).

Лесной хорек – *Mustela putorius* L.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Северная граница ареала лесного хорька проводится на западе изучаемого края – в Карелии по условной линии, соединяющей поселки: Реболы – Сумпосад (устье р. Шуя) (рис. 49) (Данилов, 2005; Данилов и др., 1973; 2003). Далее на восток, в Архангельской обл., она продолжается вдоль Белого моря до устья Северной Двины, затем от Архангельска на г. Мезень, откуда, поворачивает к югу, идет на верховья Мезени далее уходит еще южнее на верховья Вычегды (Гептнер, 1967).

Немногим более ста лет назад хорек был весьма редок даже в северных уездах Петербургской губернии, а в Олонецкой губ. встречался лишь на юго-востоке – в районе сел Шелтозера и Шокша (61°20' с.ш.; Кесслер, 1868). Однако в Карельском краеведческом музее в 1960-е годы мною (Данилов П. И.) осмотрена шкурка хорька, добытого в 1855 г. близ Петрозаводска (61°40' с.ш.) (Данилов, 2005).

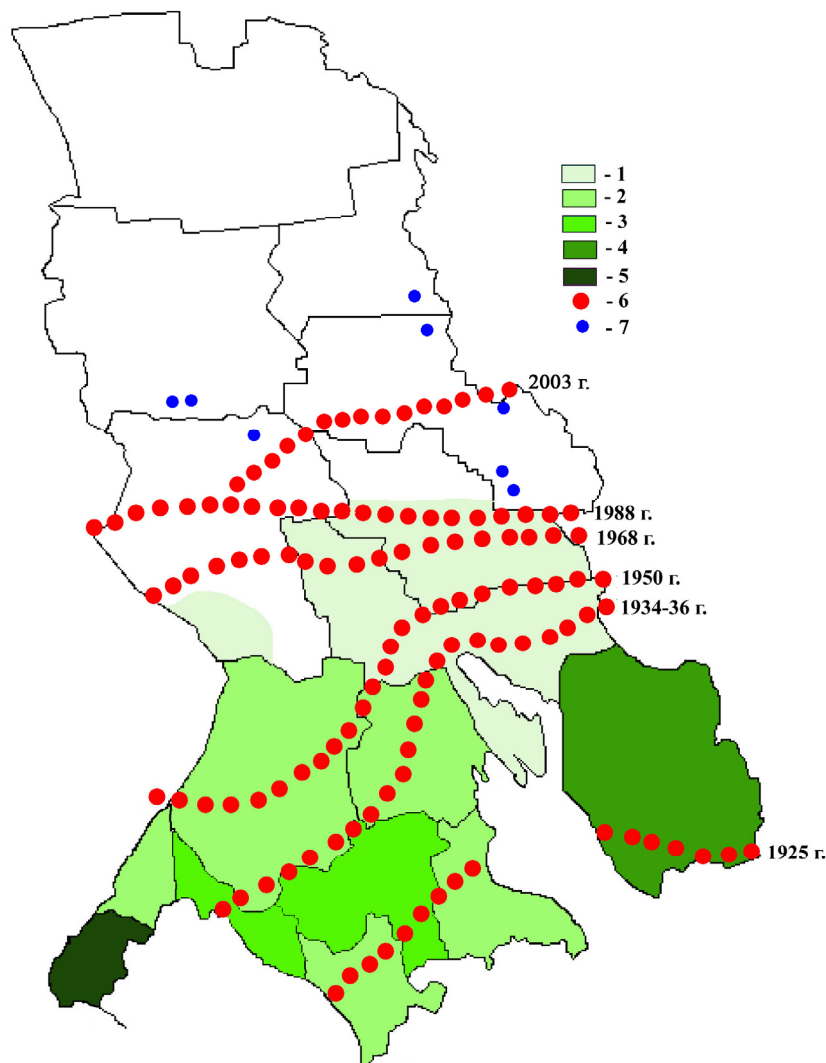


Рис. 49. Динамика ареала и численность лесного хорька в Карелии, следов на 10 км маршрута: 1 – 0,10 и менее, 2 – 0,11-0,30, 3 – 0,31-0,50, 4 – 0,51-0,80, 5 – 0,81 и более, 6 – северная граница распространения, 7 – места добычи зверей в 1980-1990-е годы (по: Данилов и др., 2003)

Все последующие годы с большей или меньшей интенсивностью экспансия хорька на север продолжалась. В итоге к началу 1970-х годов северная граница распространения вида в Карелии проходила по линии, соединяющей поселки: Лендеры – Ругозеро – Надвоицы (Данилов, Русаков, 1969; Данилов и др., 1973). Вместе с тем немногим ранее было известно о нахождении выводка хорька под г. Кемью – (Паровщиков, 1959) и, хотя этот единичный случай не позволял проводить границу выше названной линии, он стимулировал дальнейший сбор информации о распространении вида. В минувшие годы были получены достоверные сведения о добычи хорьков: на берегу оз. Контоки и Нюк-озера (Pozdnjakov, 1997), повторные добычи зверьков в окрестностях пос. Реболы и на побережье Белого моря – в устье р. Шуя, пос. Хвойный, Маленга, Сумпосад, Юково, Лапино, Воренжа. Это и позволило провести современную северную границу ареала хорька в Карелии по условной линии: Реболы – Сумпосад (Данилов и др., 2003) (рис. 49).

Экспансию хорька в первой половине XIX столетия многие отечественные исследователи (Лавров, 1935; Исаков, 1939; Строганов, 1949; Марвин, 1959; Паровщиков, 1959) объясняли изменениями ландшафтно-экологической обстановки в результате антропогенной трансформации среды обитания животных. Финские зоологи (Siivonen, 1956; 1972; 1979; Kalela, 1961) связывали происходящее с потеплением климата. Ряд российских авторов считает, что имеют значение оба фактора (Насимович, 1967; Данилов, Русаков, 1969, 1972; Данилов, Туманов, 1976; Данилов и др., 1973; 1979; 2003), хотя и они ведущим называют все-таки антропогенные изменения среды обитания.

К таким изменениям следует, прежде всего, отнести сведение старовозрастных хвойных лесов. В результате происходит замена их вырубками разного возраста и смешанными молодняками. Вследствие лесосушительной мелиорации происходит зарастание канав травянистыми растениями, лиственными деревьями и кустарниками. Одновременно на севере идет необратимый процесс оставления малых населенных пунктов и зарастание окружающих их мелкоконтурных сельскохозяйственных угодий мелколесьем. Все эти изменения улучшают условия жизни мышевидных грызунов, воробьиных птиц, земноводных, пресмыкающихся, а, следовательно, и хорька и определяют его биотопическое распределение (рис. 50).

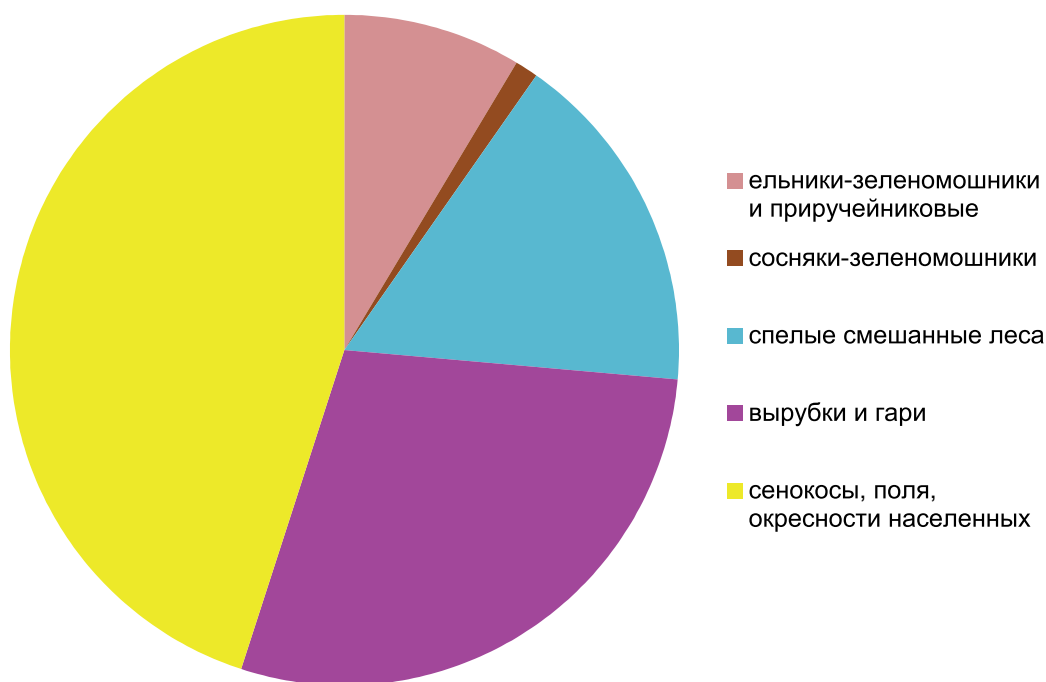


Рис. 50. Биотопическое распределение лесного хорька зимой в Карелии, встречаемость следов, % (по: Данилов, 2005)

Известная синантропность хорька с продвижением к югу несколько ослабевает, что отмечал еще Г. А. Новиков (Новиков и др., 1970), но не исчезает полностью и в Ленинградской, Новгородской, Псковской обл. он довольно часто живет у деревень и поселков (18,0 % встреч), но предпочитает угодья, примыкающие к побережью водоемов (49,6 %), реже его следы встречаются в смешанных разреженных лесах (11,6 %), по опушкам леса и на лугах (10,4 %), возле болотных массивов (7,2 %) и на вырубках (2,6 % от общего числа встреч) (рис. 50). Нередко хорек встречается в крупных городах и их окраинах. Известно несколько случаев добычи его в Петрозаводске, в Петербурге (на Крестовском о-ве), на окраинах Новгорода и Пскова (Данилов, Туманов, 1976).

Динамика численности. Сколько-нибудь выраженной периодичности колебаний численности лесного хорька по материалам учета его в Карелии не просматривается. Это объясняется главным образом особенностями динамических процессов в популяциях на периферии ареала вида, где состояние популяционных группировок очень неустойчиво. Именно в таком состоянии и находится население лесного хорька в Карелии. Лишь на самом юге республики можно проследить некоторую связь колебаний численности хорька и основных его жертв – мелких млекопитающих (рис. 51). Подъемы и спады численности следуют через 3–4 и 6–7 лет. Значительно южнее – в Псковской обл. четкой зависимости изменений численности хищника от обилия основных его жертв не прослеживается. Объяснением данного явления может служить разнообразие жертв и их обилие, что обеспечивает хищнику благополучное существование даже в случае «неурожая» мышевидных грызунов.

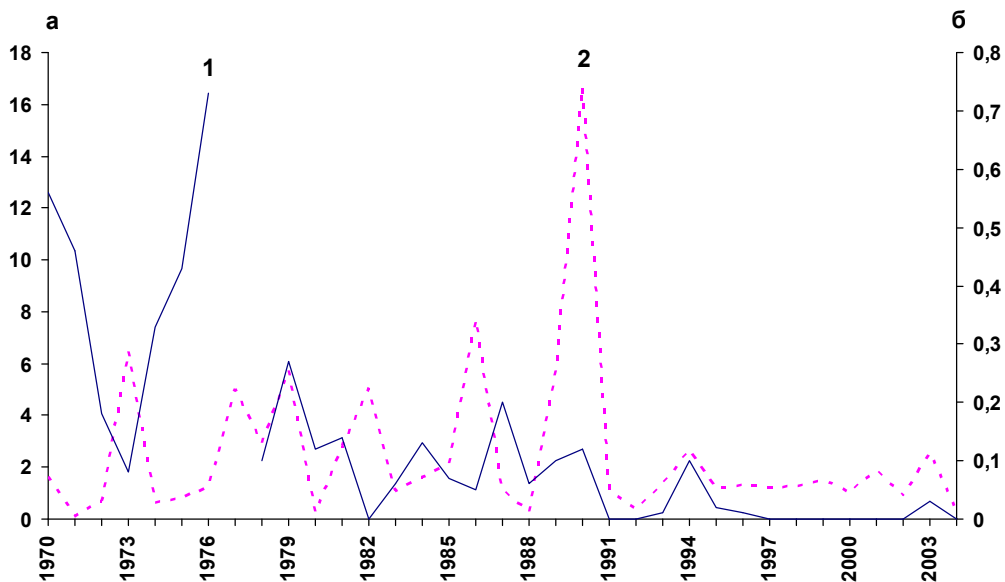


Рис. 51. Изменения численности лесного хорька (1) и мышевидных грызунов (2) в южной Карелии. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – численность мышевидных грызунов, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б – численность хорька, следов на 10 км (по: Данилов, 2005 с дополнениями, Ивантер, Макаров, 2001 с дополнениями)

Американская норка – *Mustela vison* Briss.⁵

Лесная куница – *Martes martes* L.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Северный предел распространения лесной куницы лежит за границей лесной зоны, поскольку по долинам рек вид проникает до самого побережья Баренцева моря, формируя кружево северной границы ареала.

В юго-западном Приладожье (Лахденпохский, Сортавальский районы Карелии) и на Карельском перешейке (Ленинградская обл.) куница была полностью истреблена в начале прошлого столетия и вновь появилась здесь почти через 50 лет (Марвин, 1959).

⁵ Описание вида дается в подразделе «Новые виды».

Несмотря на чрезвычайно сильные изменения, произошедшие в структуре лесов – распределении спелых и перестойных насаждений на Европейском Севере России, значительного перераспределения вида за обозримый период не произошло, что иллюстрируется на примере Кольского п-ова и Карелии (рис. 52) и объясняется широкой эвритопностью вида.

Численность вида возрастает с севера на юг. В лесной зоне Кольского полуострова она составляет в среднем 0,63 следа на 10 км маршрута, на севере Карелии – 0,3–2,7 в средней Карелии – 0,4–3,5, на юге – 0,6–3,0 следа на 10 км маршрута (рис. 52) (Данилов, 2005; Данилов и др., 2006; 2007).

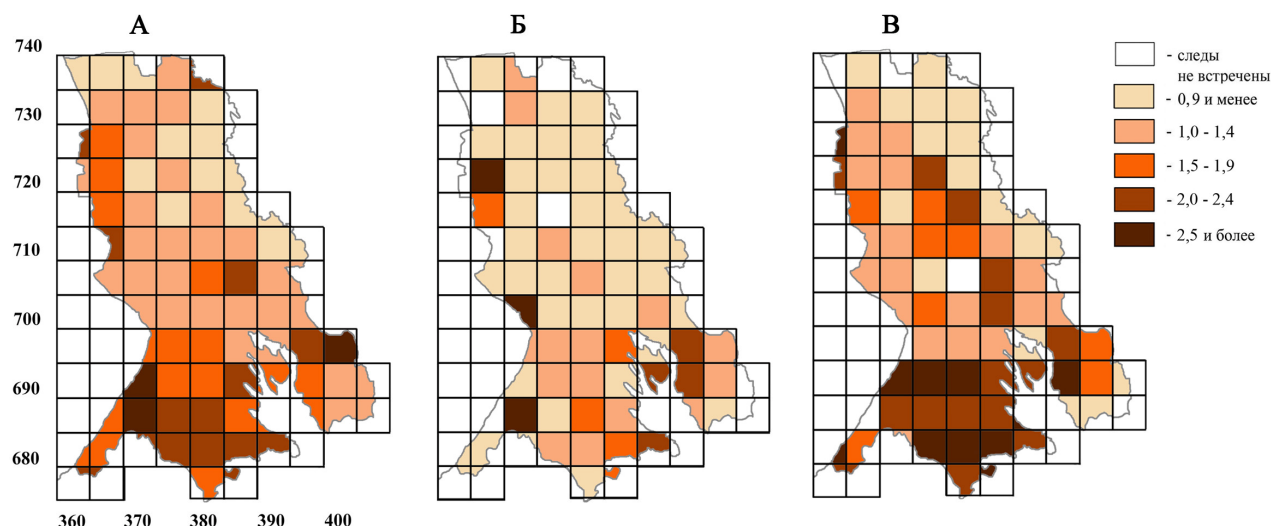


Рис. 52. Распределение и численность лесной куницы в Карелии в 1990-2010 гг.: А – среднее, Б – год наименьшей, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута (по: Данилов, 2005 с дополнениями)

Куница встречается во всех типах угодий, но предпочтение отдает спелым еловым насаждениям с примесью лиственных пород, смешанным лесам, соснякам со значительным участием в составе лесообразующих пород – ели, осины, березы, а также зарастающим вырубкам, т.е. угодьям с высокой численностью основных жертв – мелких млекопитающих, белки, рябчика. Лиственных молодняков, открытых болот, необлесившихся вырубков она избегает.

В отдельные, «урожайные» на мышевидных грызунов годы, наблюдается увеличение частоты встреч следов куницы в местах с повышенной численностью полевков – зарастающих вырубках, окраинах полей, пограничных линиях смешанных лесов с открытыми и полуоткрытыми стациями и др. Куница не избегает и окрестностей населенных пунктов, особенно старых нежилых деревень с заброшенными полями, сенокосами и фрагментированными лесами.

Динамика численности (на примере Карелии). Численность куницы за обозримый период изменялась довольно значительно, о чем свидетельствуют и данные пушных заготовок, и результаты учетов численности (рис. 20).

Если считать, что годы максимальных заготовок шкурок куницы в Карелии совпадали с годами наивысшей ее численности, то с начала 1920-х годов таких подъемов было семь. Они приходились на 1922, 1932, 1947, 1956–1957, 1965, 1976 и 1985 годы (рис. 20), демонстрируя 8–10 летнюю периодичность. Более того, последние три подъема совпадали с пиками численности куницы, установленными путем зимних учетов животных (Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2005).

Резкое снижение численности куницы, которое немедленно сказалось на заготовках ее шкурок, произошло в 1934–1938 гг. После этого, в 1939 г. промысел куницы был запрещен. В результате охраны численность вида постепенно восстанавливалась и к началу 1950-х годов достигла максимума. С того времени и до середины 1960-х годов численность куницы сохранялась на высоком уровне. В эти же годы максимальных размеров достигла и добыча куницы, хотя заготовки шкурок

колебались по годам с интервалом в 2–3 года. Подобное явление отмечалось и в других областях Севера (Морозов, 1970) и, очевидно, свидетельствует о естественных динамических процессах в популяции хищника.

Материалы учетов куницы (рис. 20) не позволяют с уверенностью говорить о существовании четкой периодичности динамики ее численности, вместе с тем и по этим данным прослеживаются флуктуации населения вида, с подъемами, следующими через 8–12 лет.

Среди факторов, определяющих изменение численности куницы, в первую очередь следует назвать охотничий промысел. Чрезмерный пресс охоты в начале XX столетия привел к длительной и глубокой депрессии численности вида, что и потребовало специальных мер охраны.

Естественные факторы, в том числе и обеспеченность кормами, очевидно, обуславливают «малые» 2–3-х летние и «большие» 8–10-летние циклы изменения численности, при этом значение имеет общее состояние кормовой базы, а не какой-либо одной группы кормов. Данное предположение объясняется отсутствием четкой зависимости между численностью куницы и обилием в отдельности – белки, мышевидных грызунов, тетеревиных птиц и рябины. Все наблюдавшиеся подъемы численности вида следовали за годами, благоприятными по сумме 2-х или 3-х групп кормов хищника (Данилов, 1968; Данилов, Ивантер, 1967; Данилов, Туманов, 1976).

Мы считаем возможным вслед за Н. Н. Граковым (1981) повторить, что предполагать влияние внутривидовых механизмов регуляции численности куницы на Европейском Севере России оснований нет. Одновременно следует признать обоснованным мнение Н. Н. Гракова, высказанное в цитированной выше монографии, о том, что экзогенные факторы, определяющие динамику численности этого вида, следует признать первичными, а эндогенные – вторичными.

Росомаха – *Gulo gulo* L.⁶

Барсук – *Meles meles* L.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Ряд авторов сводок по млекопитающим северную границу ареала барсука проводят через южные районы Мурманской обл. (Наумов, Лавров, 1941; Громов и др., 1963; Бобринский и др., 1965; Колосов и др., 1965; Флинт и др., 1970), и только В. Г. Гептнер (1967) указывал, что на Кольском полуострове барсука нет. Судя по всему, единственным, к тому же шатким, основанием для заключения об обитании барсука на юге Мурманской обл. послужило достаточно вольное толкование кратких замечаний на сей счет Ф. Д. Плеске (1887). Характерно также, что М. И. Владимирская (1964) вовсе не упоминает барсука среди зверей Мурманской обл., а О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1982) сообщает, со ссылкой на саамского охотника, о единственной добыче в конце зимы 1924 г. барсука близ Осинового озера, в нескольких километрах к югу от Лапландского заповедника, куда он забежал по насту. Одновременно он же пишет: «Саамы не знают барсука и своего названия для него не имеют».

В соседней Финляндии (Kauhala, 1995, 1996b), северная граница ареала проходит по линии, соединяющей города Кеми и Кухмо, последний располагается значительно южнее пос. Калевала, где барсуков добывали неоднократно (рис. 53). Вместе с тем в цитированных выше работах, находим сведения о добыче в 1995 г. самки барсука в районе населенного пункта Киттиля (Kittila) – 67°50' с.ш., а также о расселении барсука на север в течение 1945–1993 гг. Одновременно, там же сообщается о распространении барсука к северу в Швеции и Норвегии за то же время, на весьма значительное расстояние – 300 км.

Однако еще раньше, в начале XX столетия (1912 г.), барсук был зарегистрирован в Финляндии в районе населенного пункта Тервола (Tervola) – 66°25' с.ш., зверей постоянно встречали также в районе Куусамо – 65°55' с.ш., где по мнению Э. Нихольма (Nyholm, 1972), очаги обитания барсука существуют постоянно (рис. 53).

Распределения барсука на северном пределе его ареала в Карелии имеет очаговый характер. Подобное явление свойственно для периферии ареала многих видов млекопитающих и птиц вследствие чего вычерченная линией область распространения вида рисует ее весьма условно.

⁶ Описание вида дается в подразделе «Виды-индикаторы».

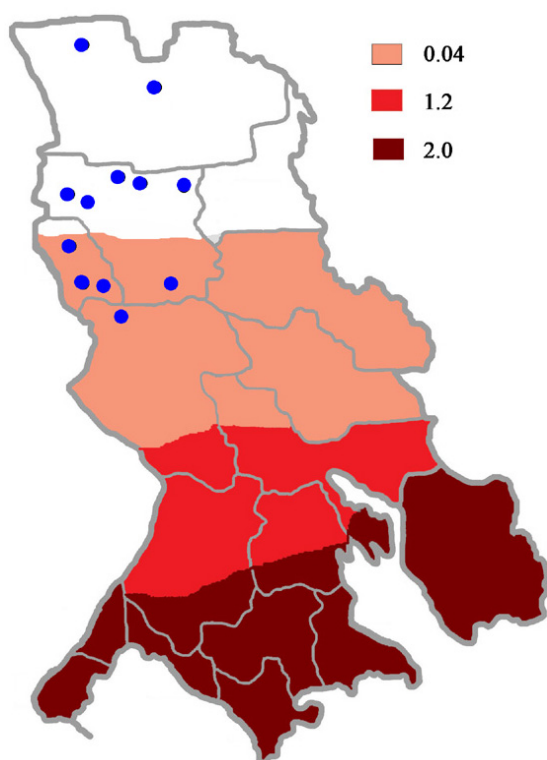


Рис. 53. Распространение и численность барсука в Карелии, экз. на 1000 га; точки – места встреч и добычи зверей (по: Данилов, 2005)

Самым северным пунктом добычи барсука в Карелии по-прежнему остается названное М. Я. Марвиным (1959) место между деревнями Рувозеро и Тумча Лоухского района ($66^{\circ}10'$ с.ш.). В его же монографии «Млекопитающие Карелии» находим список северных деревень, в окрестностях которых в разные годы добывали барсуков: Сундозеро, Ладвозеро, Лувозеро, Рагозеро, Войница, Пизьмогуба, Поньгогуба (рис. 53). Мы располагаем также данными о добыче зверей в 1960–1970-е годы близ пос. Кестеньга (Лоухский р-н), д. Вокнаволоок, пос. Калевала (Калевальский р-н). Но, все названные места находятся южнее первого пункта. Более того, на значительной территории северо-западной части республики (Лендеры, Реболы, Костомукша) этот зверь охотникам-карелам неизвестен вовсе. Нет сведений о барсуке также из северо-восточной части Карелии, в том числе из Прибеломорья (Кереть, Гридино, Поньгома) (Данилов, 2005).

На восточном побережье Белого моря северная граница ареала барсука начинается севернее Архангельска, немного выше 65° с.ш. Вдоль этой параллели она идёт на восток на Кулой и далее выходит на Мезень (Лешуконское). Далее граница неправильной линией направляется на северо-восток и достигает истоков р. Пеши, впадающей в Чешскую губу – 50–70 км южнее Полярного круга (Гептнер, 1967).

Совершенно очевидно, что на севере края барсук чрезвычайно редок, а распространение его носит очаговый характер. Одна из причин такого распространения – полное отсутствие дождевых червей на значительной территории северных районов Карелии и Архангельской области.

Численность барсука на севере незначительна и возрастает по мере продвижения к югу. Так, в Карелии в 1960–1970-е годы на пределе ареала в среднем регистрировали – 0,01 колонии на 1000 гектаров, в центральной части республики – 0,3, в южной – 0,5, а местами – 1,5 колонии на 1000 га (Заонежье, Прионежье, Приладожье) (Данилов, Туманов, 1971; 1976а). Если принять, что в одном поселении живет в среднем 4 зверя, то плотность населения барсука составляла: на севере – 0,04, в центральной части – 1,2, в южной – 2,0 экз. на 1000 га. Однако учеты, проведенные на пробных площадях в южной Карелии позднее (1970-е) дали значительно более высокие показатели, варьировавшие по годам от 2,34 до 3,75 экз. на 1000 га (Данилов, Туманов, 1976а; Данилов и др., 2005). Особенно высокая численность барсука наблюдалась в заповеднике «Кивач», где, по данным Э. В. Ивантера (1973), насчитывалось 2,5 колонии на 1000 га.

Повторение учетов в последние годы на старых пробных площадях в южной Карелии показало увеличение численности вида, которая составила в 2000–2004 гг. 5 экз. на 1000 га (Данилов, 2005).

Распределение барсучьих городков по угодьям в Карелии обнаруживает явное предпочтение, отдаваемое зверями смешанным лесам. Обычны они также в ельниках зеленомошных и разнотравных с примесью осины, березы, с хорошо развитым подлеском. Барсучьи норы в сосняках очень редки. Вместе с тем, по наблюдениям в Ленинградской области барсучьи колонии с одинаковой частотой встречаются и в еловых, и в сосновых лесах (Новиков, 1970).

Такие различия в биотопическом распределении барсука объясняются, очевидно, эдафическими и геоботаническими особенностями сравниваемых территорий. В южных и западных районах Ленинградской области сосновые леса представлены преимущественно высокобонитетными сосня-

ками-зеленомошными со значительной примесью ели, осины, березы и хорошо развитым подлеском. Располагаются они на хорошо дренированных супесчаных и суглинистых почвах. Сосновые же насаждения Карелии – это главным образом низкополнотные сосняки беломошные, сфагновые, верещатники и скальные. Условия норения в таких угодьях неблагоприятны, невысока и кормность таких биотопов.

Барсучьи поселения на вырубках – явление довольно редкое, как правило, это старые колонии, сохранившиеся в недорубках.

Динамика численности. Численность барсука не остается неизменной, однако отсутствие надежных методов учета и неизученность причин, определяющих изменение численности, не позволяют говорить о каких-либо закономерностях этих изменений. Разрушительное воздействие на популяцию барсука оказывает деятельность человека и, главным образом, охота с раскапыванием нор. Следствием этого стало, например, значительно сокращение численности вида в Ленинградской области в 1950–1960-е годы. Это, очевидно, усугубилось и сильными засухами тех лет. В результате дождевые черви и почвенные насекомые ушли в нижние почвенные горизонты (Русаков, 1965), т.е. стали недоступны для барсука. Это значительно ухудшило кормовую базу животных и сказалось на общем состоянии популяции.

Выдра – *Lutra lutra* L.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Выдра распространена на Европейском Севере России повсеместно. Северную границу ее ареала можно провести по северному побережью Кольского полуострова и далее вдоль Белого моря до устья р. Мезени.

Биотопическое распределение вида определяется главным образом гидрологическим режимом водоема, возможностью добывания корма, защитностью стаций. Этим требованиям наиболее соответствуют реки шириной 10–20 м и более с незамерзающими участками порогов и перекатов, а также озера в местах впадения и вытекания из них рек и ручьев.

Встречается выдра и на мелких реках и ручьях, однако долго на них не задерживается, а посещает лишь проходом. Нередко ее следы можно видеть и в лесу, иногда в значительном удалении от водоема, где она обитает постоянно. Нам приходилось тропить такие ходы до 4-х км длиной. Как правило, они вели к другой реке, озеру или выходили на ту же реку, значительно спрямив повороты ее русла. Обычно же выдра далеко от воды не уходит. Регулярно встречается выдра и на побережье Белого моря. Здесь места ее обитания приурочены к устьям рек и речек (Данилов, 1969б).

Близость человеческого жилья, по-видимому, мало беспокоит выдру. Об этом свидетельствуют сообщения охотников о встрече и даже добыче зверей у прорубей на реках и озерах в 30–50 м от домов. Более того, в конце XIX столетия выдру довольно часто наблюдали не только в черте, но даже в центре г. Санкт-Петербурга – на Неве и Фонтанке. (Новиков, 1970).

Динамика численности. Регулярных учетов численности выдры на больших территориях не ведется. Некоторое представление о ее динамике в прошлом можно составить на основании анализа пушных заготовок. Судя по этим материалам, наблюдалась некоторая периодичность подъемов и спадов численности вида с 9–10 летней цикличностью. Годами наибольших заготовок шкур выдры и, очевидно, высокой численности вида в Карелии были: 1928, 1937, 1947, 1956, 1965, 1976 и 1987.

За годы наших наблюдений численность выдры в изучаемом регионе сократилась весьма значительно, особенно на юге региона. Мониторинговые наблюдения в Карелии, позволяют констатировать, что в недавнем прошлом (1960-е – 1970-е годы) на севере и в центральной части республики численность вида была 0,6–0,8, а в южных районах – 1,1 экз. на 10 км береговой линии водоемов. Особенно богаты выдрой были восточные районы – Пудожский и часть Медвежьегорского, где на отдельных участках рек Водлы, Илексы, Лексы, Немины насчитывалось 1,5–2,5 экз. на 10 км береговой линии (Данилов, 1969б).

По материалам учетов 2000-х годов относительная численность выдры составляет на севере и в средней Карелии – 0,5, на юге – 0,25 экз. на 10 км. Исключение составляет только Пудожский район, где численность сохранилось почти на прежнем уровне (Данилов, 2005) (рис. 54).

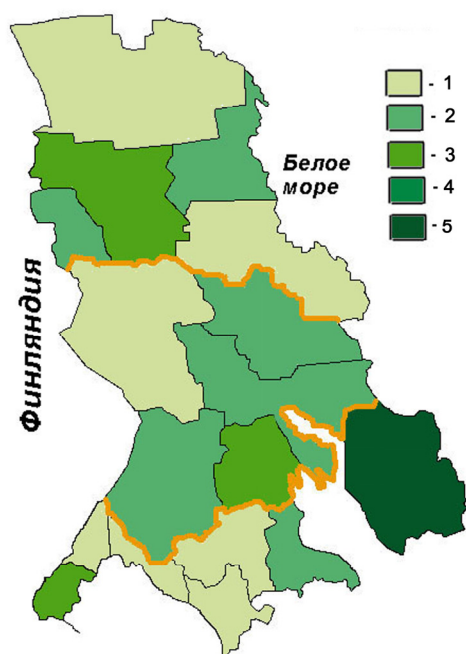


Рис. 54. Распространение и численность выдры в Карелии, экз. на 10 км береговой линии: 1 – 0,2 и менее; 2 – 0,3–0,5; 3 – 0,6–0,8; 4 – 0,9–1,1; 5 – 1,2 и более (по: Данилов и др., 2001)

книгу Восточной Фенноскандии. Однако оговорить пока нет оснований.

Кабан – *Sus scrofa* L.

Распространение. Численность. Появление, стремительное распространение кабана, формирование устойчивых популяционных группировок зверей далеко за пределами максимального распространения вида началось на Европейском Севере в середине минувшего столетия. Однако до сих пор это явление остается малопонятным и труднообъяснимым. И в очень далеком прошлом – 3–2 тыс. лет до нашей эры, и в исторически обозримый период – 2–3 столетия назад – кабана ни в Финляндии, ни в Карелии, ни в Архангельской области не было.

Самые северные находки костей кабана среди кухонных остатков на стоянках древнего человека на Европейском Севере России – это южный берег Ладожского озера (Иностранцев, 1882), южное побережье Финского залива и у берегов оз. Воже (Вологодская обл.) (Поляков, 1879; Верещагин, 1979) (рис. 55). По этим пунктам и проводили северную границу исторического ареала вида (Гептнер, 1961; Русаков, 1979; Русаков, Тимофеева, 1984).

Среди костных остатков, собранных археологами в Карелии, на стоянках древнего человека (с мезолита до эпохи железа) костей кабана не обнаружено (Верещагин, 1979). Это кажется немного странным, поскольку 6 тыс. лет назад территория современной Карелии (очевидно, и Финляндии, и Архангельской обл.) почти целиком была покрыта южно-таежными лесами (рис. 5), т. е. условия обитания для кабана были более благоприятны, чем сейчас. Тем не менее, кабанов в этих краях ни в до – ни в историческое время не было.

Считалось, что его и не могло быть севернее изолинии средней максимальной глубины снегового покрова в 40 см и продолжительности его залегания свыше 160 дней (Формозов, 1946).

В наше время в Ленинградской обл., т. е. в значительном удалении от мест постоянного обитания (Эстония и Псковская обл.), первые кабаны были замечены в 1947–1948 годах (Иванов, 1962).

Сокращение численности вида отмечали и в других частях края. В Мурманской области, например, по материалам О. И. Семенова-Тян-Шанского (1982), использовавшего весьма оригинальный показатель учета, в Лапландском заповеднике в 1930-е годы каждый наблюдатель в год регистрировал визуально в среднем 0,41 зверя и встречал 2,8 следа, а в 1970-х гг. – соответственно 0,08 зверя и 0,3 следа. В Архангельской обл. (Пинежский заповедник) численность выдры сократилась с 3–4 в 1980-е годы до 1,5–1,7 экз. на 10 км русла реки в настоящее время (Рыков, 2007).

Процесс сокращения численности вида происходил и на западной части его ареала – в Фенноскандии. Так в Финляндии оно началось в 1960-е годы (Wikman, 1996), в Норвегии и Швеции – в конце 1950-х годов (Myrberget et al., 1970; Heggberget et al., 1979; Erlinge, 1972). Причины данного явления общие для всей Фенноскандии. Это и загрязнение водоемов, ведущее к сокращению обилия рыбы, и высокий пресс охоты, и антропогенная трансформация местообитаний, особенно районов гнездования.

Сокращение численности выдры потребовало принятия мер по ее охране. Охота на нее была запрещена сначала в южных районах Карелии, а затем и по всей территории республики. Вид занесен в Красные книги Карелии, Ленинградской обл., Красную

Почти в то же время стало известно о кабанах в Архангельской обл. По сообщению В. Г. Холодова (1956), 21 января 1953 г. в районе д. Одина (примерно на половине дистанции между Архангельском и Великим Устюгом) был отстрелян кабан, чучело которого было выставлено в Архангельском краеведческом музее. Названное место отстоит от прежних регистраций дальних заходов этих зверей на 700 км. Вслед за тем в 1960-е годы кабанов замечали в Коношском, Каргопольском, Онежском и Плесецком районах области.

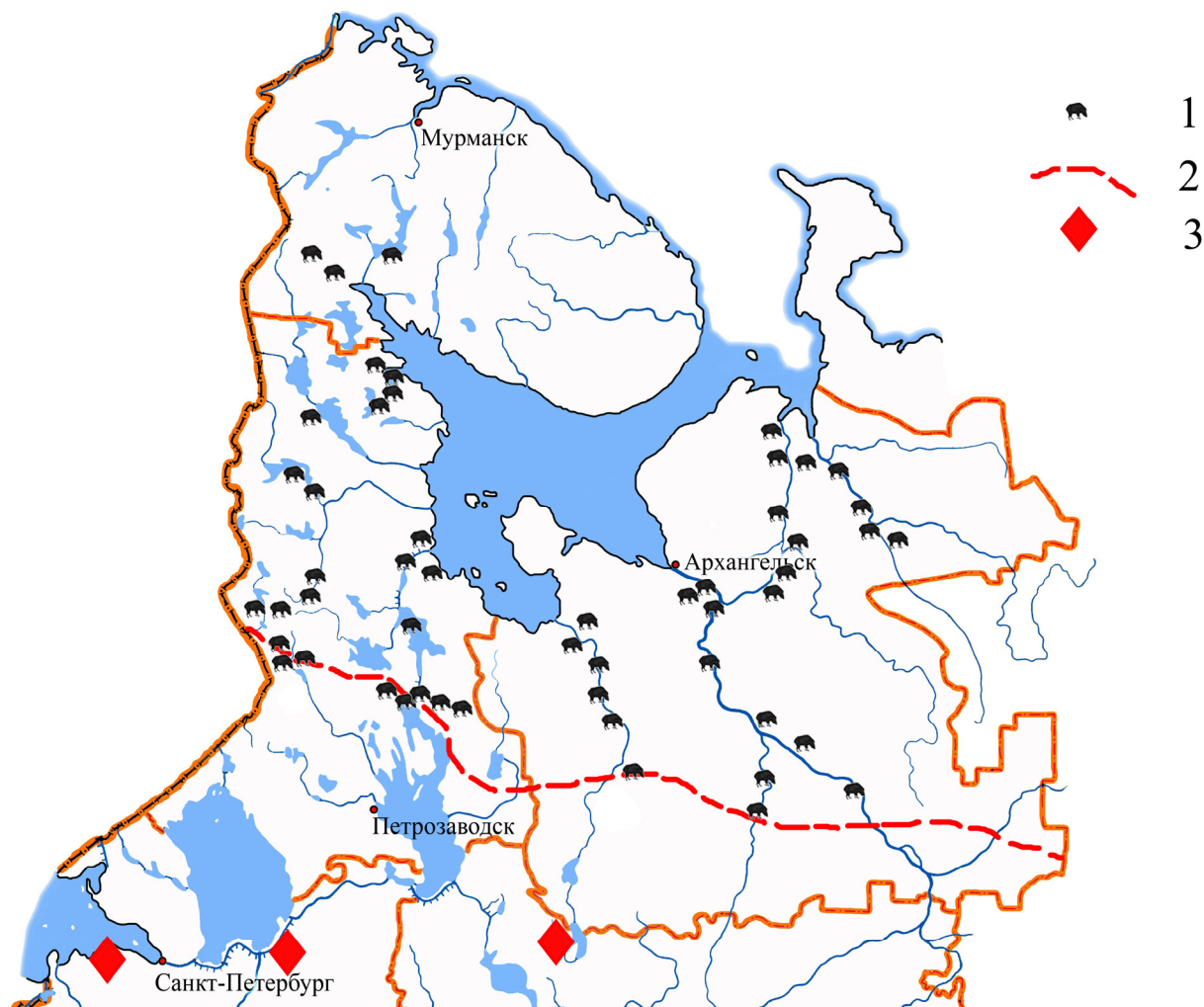


Рис. 55. Распространение кабана на Европейском Севере России: 1 – встречи и добыча зверей, 2 – современная северная граница постоянной зимовки и размножения животных, 3 – находки костей кабана на местах поселений неолитического человека (по: Данилов, 2009)

Еще один случай появления кабана в те же 1950-е годы и так же далеко за пределами постоянного обитания вида был зарегистрирован в Финляндии. В январе 1956 г. на побережье Финского залива возле г. Эспоо был найден мертвый кабан, погибший от истощения, однако достиг он берега живым, о чем свидетельствовали следы на снегу (Erkinaro et al., 1982). Есть все основания полагать, что появился этот кабан из Эстонии.

Через 20 лет после первых встреч в Ленинградской обл. кабаны были зарегистрированы в Карелии и всего 6 лет им потребовалось, чтобы достичь Северного Полярного круга. При этом скорость расселения по территории Карелии составила 70 км в год (Данилов, 1974; 1979; 2005). В Финляндии расселение шло с несколько меньшей скоростью – 50 км в год (Erkinaro et al., 1982). Это связано с более развитым сельским хозяйством в этой стране на тех же широтах и, соответственно,

более благоприятными условиями жизни для кабана, кроме того, в южных и западных провинциях Финляндии еще и климат значительно мягче, чем в Карелии.

Мы не ставили целью обсуждать хронологию и детали расселения кабана на Европейском Севере России, это было сделано ранее рядом исследователей (Тимофеева, 1970; Русаков 1972; 1979; Фадеев, 1970; 1974; 1975; 1979; 1987; Данилов, 1974б; 1979; 2003; 2005; Иванов, Русаков, 1970; Русаков, Тимофеева, 1984; Плешак, Миняев, 1986). Считаем целесообразным, однако, попытаться определить основные пути экспансии кабанов, или т. н. «экологические русла расселения».

Первое сообщение о появлении кабанов в Карелии поступило из бывшего Сортавальского района (ныне Лахденпохский). Совершенно очевидно, что пришли они из Ленинградской области, где за два года до этого на Карельском перешейке кабаны встречались в районе пос. Сосново, а еще через год – в Приозерском р-не, на восточном берегу оз. Балахоновское (Русаков, 1979) и возле пос. Мельниково (Тимофеева, 1970). Очень скоро – в 1972 г. кабаны проникли и в Финляндию (Erkinaho et al., 1982). Это так называемое **«западное направление экспансии»**, когда животные расселялись вдоль побережья Финского залива, а далее по Карельскому перешейку, игравшему роль экологического коридора при расселении ряда вида на запад. Дальнейшее расселение продолжалось уже в разных направлениях, в том числе и на север в Карелию – в Сортавальский, Суоярвский, Питкярантский р-ны. Здесь животные нашли вполне благоприятные условия, поскольку именно эти территории были освоены человеком в далеком прошлом, и в наши дни довольно значительные площади заняты здесь овощными и зерновыми культурами.

Вслед за первым сообщением о кабанах в Карелии, в ноябре 1970 г. в районе пос. Пай был отстрелян молодой 3–4-летний кабан. Почти в то же время поступила информация о встречах зверя в районе д. Матвеева Сельга расположенной близ административной границы с Ленинградской обл. Затем последовала целая серия сообщений о кабанах здесь же в Прионежском, а также в Олонецком районах (Данилов, 1974). Со всей очевидностью можно констатировать, что и сюда эти звери проникли именно из Ленинградской обл., поскольку на севере области, в Лодейнопольском р-не, кабанов регистрировали еще раньше – в 1968 и 1969 гг. (Русаков, 1979). Это направление расселения кабана в Карелии мы условно называем **«восточным направлением экспансии»**. И здесь расселение животных шло по своеобразному географическому и экологическому коридору, т. е. довольно узкой территории между Ладожским и Онежским озерами, издавна освоенной в сельскохозяйственном отношении.

И наконец, весной 1971 г. недалеко от г. Пудож на берегу р. Водлы были найдены трупы двух кабанов (рис. 55). Эти звери, попали сюда уже из Вологодской обл., которая также подверглась экспансии этих животных, а к середине 1970-х годов была полностью заселена ими. Пройдя эту область, кабаны продвигались и дальше на север в Архангельскую обл., где уже в начале 1970-х годов достигли верховьев Северной Двины (Варнаков, 1978). Здесь они расселялись главным образом по поймам рек Онега и Северной Двина (Фадеев, 1975; 1987; Плешак, Миняев, 1986). То есть по тем же самым антропогенным ландшафтам и территориям с наиболее развитым сельским хозяйством.

Продвижение кабана на север – в Карелии, Вологодской и Архангельской областях наиболее интенсивно происходило в 1970-е годы. Были зарегистрированы заходы кабанов в Мурманской обл. до Апатит. В Архангельской обл. тогда же кабаны достигли оз. Кенозера, с. Ровдино, Онежской губы Белого моря, поймы р. Мезени (Мезень, села – Козьмогородское, Азополье, Селище) (Фадеев, 1975; 1987; Данилов, 1979; 2005; 2009; Рыков, 2007; Плешак, Миняев, 1986) (рис. 55).

Активный процесс экспансии вида наблюдался в те же годы в Финляндии, но предел распространения, достигнутый кабаном, лежит здесь значительно выше, чем в Карелии (Wikman, 1996). Это объясняется тем, что даже северные районы Финляндии освоены в сельскохозяйственном отношении значительно лучше, чем в Карелии, где подобные угодья представлены лишь небольшими огородами в самих населенных пунктах и сенокосами в их ближайших окрестностях.

Сверхдальние заходы зверей, единичные случаи зимовки и даже размножения кабана отмечались в самых северных районах Карелии, Архангельской и даже Мурманской обл. и в последующем (Данилкин, 2002; Данилов, 2005, 2009; Плешак, Миняев, 1986; Данилов и др., 2003).

Однако стремительное расселение вида не привело к его закреплению на этих рубежах и не рассматривается нами как расширение ареала, прежде всего потому, что здесь нет регулярных зимовок и размножения животных. Только постоянное пребывание на данной территории (размножение, зимов-

ка) и может быть принято за область распространения вида, все остальное следует отнести к заходам и временному пребыванию животных за пределами ареала. Исходя из сказанного, современную границу ареала кабана в Северной Европе можно провести по условной линии, соединяющей: гг. Оулу – Каяни – Кухмо (Финляндия) – пос. Поросозеро – г. Медвежьегорск – пос. Повенец – д. Челмужи – пос. Куганаволок (Карелия) – оз. Кенозеро – ст. Шалакуша – с. Ровдино – г. Красноборск (Архангельская обл.) (рис. 55). Называя эту линию, мы считаем необходимым заметить, что на пределе ареала граница распространения кабана, как и любого другого вида непостоянна, и выглядит в природе вовсе не как «линия», а скорее как кружево с очагами-анклавами, размещающимися иногда довольно далеко за пределами той самой «линии», особенно вдоль речных пойм (Данилов, 2009).

Современная численность вида в изучаемом регионе такова: Карелия – 890, Архангельская обл. – 2760, Ленинградская – 4230, Вологодская – 4700, Псковская – 9330, Новгородская обл. – 7890 зверей (Царев, 2007).

Биотопическое распределение. На северном пределе ареала в распределении кабана по угодьям хорошо выражена приуроченность животных к стадиям окультуренного ландшафта. Наибольшее число встреч животных и следов их пребывания в этот период приходится на поля, сенокосы, окраины этих угодий, дренированные участки болот, незамерзающие болота и заболоченные берега водоемов. Из лесных угодий следы зверей и места их отдыха чаще регистрируются в ельниках (рис. 56). Подобное распределение вполне объяснимо, поскольку естественных кормов кабана на севере крайне мало и звери вынуждены искать их на землях сельскохозяйственного назначения, где остается какое-то количество зерна или овощей после их уборки. В таких угодьях значительно выше также численность дождевых червей. В ельниках, особенно насаждениях с густым подростом и участками сомкнутых молодняков животные днюют, устраивая зимой из лапника лежки гнездового типа, что делают и одиночные звери, и семьи кабанов. Защитные качества подобных лесов разнообразны – животные оказываются закрыты от ветра, здесь выше температура воздуха и меньше вероятность нападения хищников.

Кабаны звери очень подвижные, поэтому их проходные следы встречаются во всех биотопах, но жировочными станциями являются преимущественно сельскохозяйственные угодья. Это и картофельные поля, которые звери посещают и сразу после посадки картофеля, и в первые дни после появления всходов, когда формируется корневая система растений и в ней происходит концентрация дождевых червей, и накануне цветения, и наконец, после уборки клубней. Нередко и зимой кабаны «перекапывают» эти поля (рис. 57). Поля с другими овощными культурами на севере невелики по площади и не столь часто посещаются кабанами.

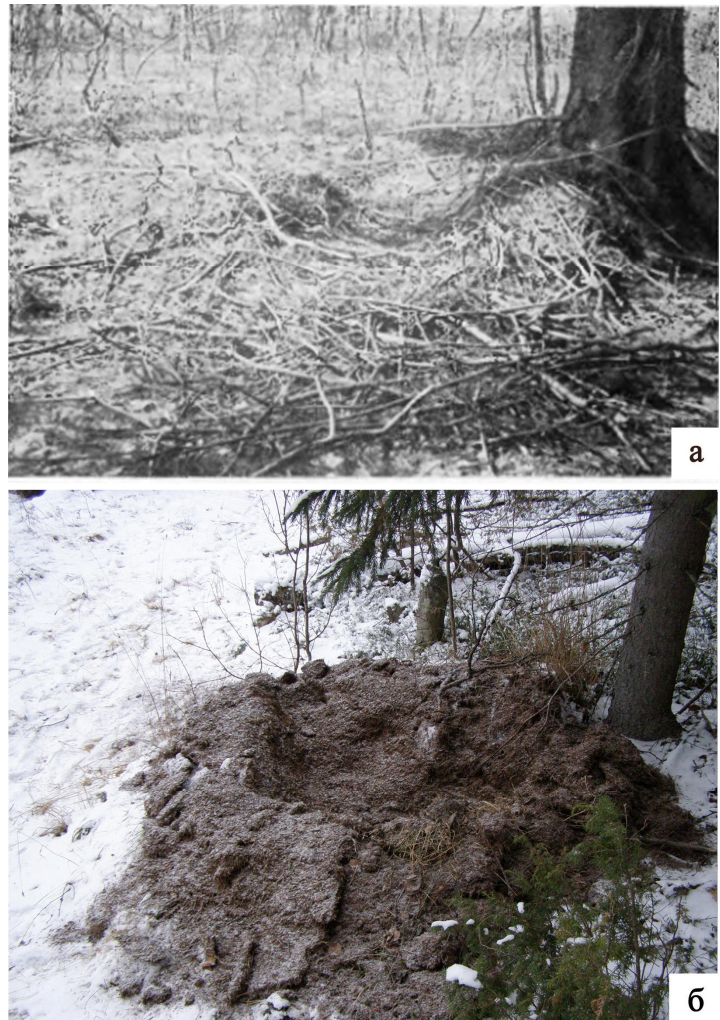


Рис. 56. Типы зимних лежек кабана:
а – «гнездо» из лапника (фото О. Русакова),
б – лежка в муравейнике (фото Д. Панченко)



Рис. 57. Следы жировок кабана на картофельных полях: а – весной, б – зимой (фото П. Данилова)

Хлебные злаки на зерно в северных областях практически не культивируются вот уже полвека, но довольно значительные площади отводятся под овес, овсяно-гороховые и овсяно-виковые смеси, выращиваемые на силос и зеленый корм. Вследствие особенностей технологии уборки на них остается довольно много зерна и гороха. Горох исключительно привлекателен для кабанов и звери посещают такие поля с конца лета (времени уборки) до начала-середины зимы.

Довольно значительные площади таких полей размещаются на осушенных болотах, окружение которых – это заболоченные леса с густыми зарослями кустарников и лиственных молодняков по периметру этих территорий. В таких местах кабаны часто остаются и на дневку.

Весьма привлекательны для кабанов зимой и окрестности населенных пунктов, что опять-таки связано с дефицитом корма в естественных местообитаниях. Здесь животные кормятся у силосных ям и буртов с картофелем и другими овощами, отходами, выносимыми с животноводческих ферм и просто на свалках и помойках. Зимовки кабанов на поселковых и городских свалках известны в Карелии возле Ребол, Беломорска, Муезерки, Сегежи, Кондопоги и Петрозаводска. Такие зимовки отмечались и в Ленинградской обл. вблизи Старого Петергофа, многих деревень и даже у Кронштадта (Русаков, Тимофеева, 1984). Таким образом, на северном пределе ареала кабан проявляет отчетливо выраженную приуроченность к станциям антропогенного ландшафта и даже синантропность, что отмечают и вышеназванные исследователи для Ленинградской обл.

По наблюдениям в Вологодской и Архангельской областях (Варнаков, 1978; Плешак и Миняев, 1986) поздней осенью (октябрь-ноябрь) происходят перемещения кабанов из северных и центральных районов в южном направлении. С данным явлением авторы связывают появление животных в несвойственных им местах именно в этот период. Мы наблюдали дальние перемещения кабанов в Карелии, но несколько позже в середине ноября – декабре. Во всех случаях это были одиночные звери, которые перемещались, не придерживаясь какого-либо определенного направления, используя при этом дороги, следы снегоходов и даже лыжню. Предположительно это были перемещения гонимых самцов.

Движение численности. Долговременные наблюдения за ходом численности кабана на северном пределе ареала были выполнены в Карелии. Здесь в первые годы после появления численность кабанов увеличивалась довольно быстро: 1970 г. – 15–20, 1975 г. – 65–70, а в 1980 г. уже 400–450 зверей. Тогда же сформировались стабильные очаги постоянного обитания и размножения животных в южных районах республики. Однако в зимы 1980–1981 и 1981–1982 годов, вследствие раннего промерзания почвы и глубоких снегов, сложились крайне тяжелые условия зимовки для кабанов. В результате наблюдался массовый падеж животных, сокращение численности и области распространения вида. Затем население кабана вновь возросло и в 1990 г. достигла максимума – тысячи зверей. Однако возникший в те же годы на всем Европейском севере России тяжелый кризис сельского хозяйства привел к тому, что значительно сократились площади и набор выращиваемых сельскохозяйственных культур, в частности почти прекратились посевы однолетних – овса и гороха. Дефицит кормов немедленно сказался на поголовье кабана и усугубился повторившимися в 1993–1995 гг. тяжелы-

ми для животных зимами. После этого, в начале 2000-х годов в Карелии насчитывалось всего 450 кабанов, но уже в середине десятилетия их численность вновь достигла тысячи.

Краткая история кабана на Европейском Севере России убеждает в том, что основными лимитирующими факторами дальнейшего распространения вида и его существования являются факторы экзогенные – постоянно действующие: дефицит корма, температура и нивальный; последние определяют доступность корма, что выражается в промерзании почвы, толщине снегового покрова и продолжительности его залегания. Их действие выражаются не только в ограничении доступности корма, но и в ограничении подвижности животных и значительных потерях ими энергии в процессе кормодобывающей деятельности.

Появление кабанов на севере Ленинградской обл., в Карелии, в Вологодской и Архангельской областях, их расселение, успешные зимовки и размножение вот уже в течение 30 лет ставят вопрос – **Смогут ли они и в дальнейшем существовать здесь?** Однозначного ответа пока дать нельзя. Вряд ли следует ожидать сплошного заселения и длительного благополучного существования этих зверей даже в южных районах названных регионов. Главное тому препятствие вышеназванные лимитирующие факторы, к которым следует добавить также и влияние крупных хищников и, прежде всего, довольно многочисленных волков.

Очевидно, на северной периферии ареала – в южных районах Карелии, Архангельской и Вологодской областей только в высокоорганизованных охотничьих хозяйствах, при проведении активных биотехнических работ – создании кормовых полей, постоянной подкормке зверей зимой и в начале весны – кабаны могли бы стать объектом регулярной охоты. Примеры подобного содержания кабанов в последние годы стали более успешными и далеко не единичными в ряде областей Европейского Севера России (рис. 58).



Рис. 58. Подкормка кабанов в охотничьем хозяйстве «Черные камни» (Карелия).
На переднем плане кормушка для молодняка (Фото Д.Панченко)

Косуля – *Capreolus capreolus* L.

Распространение. Численность. Естественный ареал косули простирается на довольно значительную часть территории Европейского Севера России. Более того почти 150 лет в некоторых его областях предпринимались неоднократные попытки интродукции косуль за пределами их исторического ареала; случались и выпуски нового для Европы вида – сибирской косули.

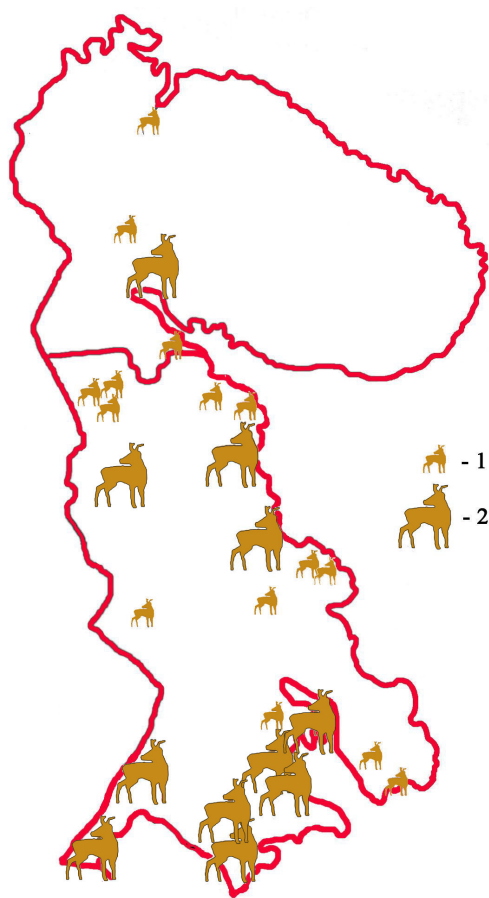


Рис. 59. Встречи косуль в Карелии и Мурманской обл.: 1 – одна-две встречи, 2 – три и более встреч в разные годы (по: Данилов, 2005 с дополнениями)

Другой причиной включения обзора динамики ареала косули в северных областях Европейской части России в данное издание стало активное проникновение животных далеко за пределы северной границы исторического ареала вида (рис. 59). В этом со всей очевидностью прослеживается процесс пульсации ареала, процесс, отражающий многолетние флуктуации численности вида или «волны жизни» – явления крайне интересного и пока непознанного.

Согласно Н. П. Лаврову (1929) и В. Г. Гептнеру (1961), северная граница восстановленного (названного В. Г. Гептнером максимальным) ареала косули проходит по южному берегу Финского залива, захватывает Карельский перешеек. Однако там же В. Г. Гептнер замечает, что на перешейке косуля бывает только заходом и границу более регулярного ее обитания следует проводить по Неве, далее по южному берегу Ладожского озера до устья р. Сясь, затем на Тихвин – от него по Рыбинскому водохранилищу на г. Ярославль или г. Данилов. Того же мнения придерживается и О. С. Русаков (1969; 1979). Примерно так же описывает северную границу распространения косули и Е. К. Тимофеева (1985).

Палеонтологические находки в виде немногочисленных остатков костей косуль на стоянках древнего человека также позволяют считать, что одним из самых северных пунктов, где этих зверей добывали 5 тыс. лет назад, был южный берег Ладожского озера – $60^{\circ}07'$ с.ш. (в наше время г. Новая Ладога). В восточной части европейского ареала вида самая северная находка костей косули среди кухонных остатков – это стоянка человека на р. Мадлоне близ оз. Вожа (Вологодская обл.) – $60^{\circ}40'$ с.ш. (Иностранцев, 1882; Верещагин, 1979).

У Н. К. Верещагина находим также упоминание северного Приладожья (Прионежья), где встречены остатки костей косули, но без точного указания места обнаружения этих фрагментов. Таким образом, северный предел постоянного обитания косули в далеком прошлом можно провести несколько севернее границы, названной В. Г. Гептнером (1961), но вовсе не так далеко на север как это было сделано А. А. Данилкиным (1999). Вот как он описывает северную границу исторического ареала косули на севере Европы: «Накопленный фактический материал с учетом современного распространения позволяет достаточно точно провести контур естественного максимального (восстановленного) ареала рода *Capreolus*. На северо-западе он охватывает Англию и север Скандинавского полуострова, **выходит на восток его к Кандалакше** (выделено мной), огибает с юга Онежское озеро и по линии Кострома – Нижний Новгород – Киров доходит до западных склонов Уральского хребта...» (Данилкин, 1999; стр. 53). Очевидно выделенная часть предложения не что иное как неудачное выражение автора, поскольку, если читать его буквально, то получается, что в область распространения косули входила большая часть не только Скандинавского п-ова, но и современной Финляндии (даже часть ее Лапландии) и вся Карелия!

Детальная проверка состава животных, чьи костные остатки были найдены на местах крупных стоянок первобытного человека, в его могильниках, а также изображений зверей среди наскальных рисунков на Кольском п-ове, в Карелии и Финляндии, не подтвердила обитания косули в наших северных краях в далеком прошлом (Данилов, 2009). Нет таких данных и в работах финских зоологов (Tegengren, 1952; Siivonen, 1972; 1994; Helle, 1996; Kankaanpää, 1999; Luoma, 2004).

Очерк истории косули на Европейском Севере России приходится начинать с таковой именно на территории Финляндии, в прошлом долгие годы находившейся под юрисдикцией России, а в наши дни имеющей с нами тысячекилометровую границу, через которую постоянно происходит взаимный обмен животными. Вот как складывалась история и современное распространение косули в Финляндии, описанная в работах названных выше исследователей.

В XVI столетии косуля была обычна, хотя и немногочисленна, в прибрежных губерниях страны. Наступившее в XVII столетии похолодание, т. н. «малый ледниковый период», привело к полному исчезновению этих животных. Их возвращение началось в начале 1900-х годов. Первую косулю встретили в 1912 г. возле д. Рауталаhti (ныне территория России, Карелия) (рис. 59). Однако более регулярно животные стали встречаться на Карельском перешейке и северном побережье Ладожского озера в 1930-е годы. Еще более частыми стали их заходы на Карельский перешеек в 1950-е годы. Тогда же, очевидно, довольно много животных проникло в Финляндию, где их группы встречали в районе ж/д станции Нуямаа, которая расположена в непосредственной близости от пос. Вяртсиля (на российской стороне), населенных пунктов Сиипола и Мехиккеля (Siivonen, 1972). Объяснение этому явлению находим у Е. К. Тимофеевой (1970) и О. С. Русакова (1979), отмечавших, что рост населения косули на Северо-Западе России начался именно в 1930-е годы, достигнув наибольшего уровня в конце 1940-х – начале 1950-х годов. Именно в этот период косули встречались по всему Карельскому перешейку.

Однако этот путь расселения существовал очень недолго, уже в конце 1950-х косули исчезли на Карельском перешейке. Но появление этих копытных и рост их численности в Финляндии не прекратились. Почти в те же годы, но в большем количестве и более интенсивно животные расселялись из Швеции, проходя вдоль побережья Ботнического залива. Этот поток не ослабевает и сейчас, что не удивительно, если принять во внимание, что численность косули в ряде провинций Швеции достигает 350 экз. на 1000 га!

Кроме естественного расселения с 1985 по 1993 годы в трех южных провинциях Финляндии было выпущено 168 зверей. Они успешно адаптировались к местным условиям и довольно быстро расселяются на север и восток. В итоге косуля встречается теперь на большей части Финляндии, а на Аланских островах ее численность достигла 10 тысяч особей (рис. 60).

В исторических документах XVIII–XIX веков о косуле в российских губерниях, лежащих восточнее Финляндии, в том числе в Лодейнопольском и Вытегорском уездах Олонецкой губернии, находящихся частично в пределах исторического ареала вида, никаких сведений нет.

Исключение составляет лишь утверждение С. В. Кирикова (1960), который пишет, о том, что косуля встречалась еще в конце XVIII века на значительной части Петрозаводского уезда (Олонецкая губ.), в том числе в районе Святозерского и Сямозерского погостов, деревни: Черनावолок, Важинская Пристань, Риксельга, Курмойла, (ныне Пряжинский р-н Карелии). Однако ни в одной из старых фаунистических работ (Озерецковский, 1792; Кесслер, 1868; Поляков, 1873; Туркин, Сатунин, 1902), такой информации мы не находим. И в более поздних сводках и обзорах фауны Европейского Севера России эти сведения не получили подтверждения. Очевидно, их следует отнести к дальним заходам животных за пределы ареала, как это имеет место в наше время, и будет обсуждаться ниже. Но предварительно нельзя не вспомнить неоднократные и в ряде случаев успешные опыты завоза и выпуска косуль или их акклиматизации в пределах изучаемого региона в XIX–XX столетиях.

Первые и весьма общие сведения о косулях, их подпуске в угодах в поместьях дворян и в царских охотах в Петербургской губернии отражены в хрониках царских охот Н. Кутепова (1900; 1911). В них говорится о том, что в разные годы на территории Петербургской губернии содержалось и выпускалось довольно большое количество косуль:

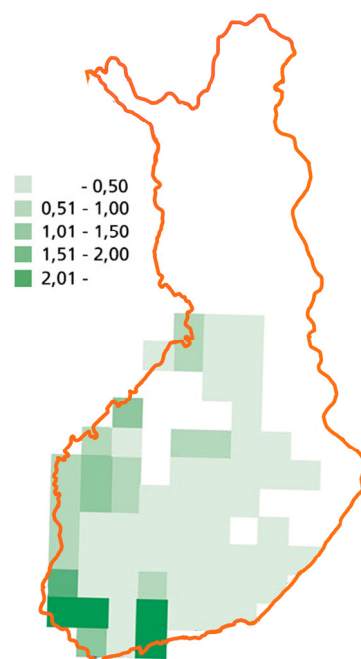


Рис. 60. Численность и распределение косули в Финляндии, экз. на 1000 га (по: Wikman, 2009)

1828 г. – в Петергофском зверинце среди других зверей было 35 косуль;
 1850-е годы (начало-середина) – в Лисинской охоте были неоднократные подпуски косуль, в результате во второй половине этого столетия здесь было добыто 320 зверей;
 1863 г. – выпуск в Гатчинской охоте (завезены из Прибалтики, число – неизвестно);
 1886 г. – в Гатчинской охоте выпущены 59 косуль (преимущественно сибирских), они успешно размножались, давая ежегодный прирост в среднем 26 %; в 1909 г. их стало 1068 экз.
 1964 г. – 7 сибирских косуль из Киргизии выпущены в Тосненском, р-не Ленинградской обл. Предполагается, что они разбродились и погибли.

Несмотря на эти подпуски, число косуль в крае в начале XX столетия заметно сократилось. Последующие изменения численности и области распространения вида до 1970-х годов детально прослежены О. С. Русаковым (1979) и Е. К. Тимофеевой (1970; 1985). Вот как это, выглядит в кратком изложении:

Начало XX столетия – численность косули на Северо-Западе стала сокращаться.

Начало-середина 1920-х годов – повсеместная депрессия вида.

Конец 1920-х – начало 1930-х – численность увеличивается.

В военные годы, очевидно, истреблена во многих районах (в Финляндии – увеличение численности и области распространения).

В послевоенные годы – численность возрастает, достигая наибольшей величины в конце 1940-х – начале 1950-х.

Начало 1950-х – численность стремительно сокращается до минимальной в 1955–1960 гг.

1960-е годы – идет рост населения вида, достигающего в начале 1970-х почти такого же высокого уровня, как и в начале 1950-х годов.

Далее для общей характеристики хода численности вида в южных областях региона мы использовали данные, приводимые А. А. Данилкиным (1999), а также В. С. Мирутенко (2004; 2007), обобщившего аналогичные данные за последние годы. Из таблиц, опубликованных А. А. Данилкиным, следует, что наибольшей численности вид достиг в изучаемом регионе в конце 1970-х годов. Однако уже в 1981 г. начинается сокращение населения косули, продолжавшееся до конца этого десятилетия, но не достигшее минимальных значений. Вслед за тем, в начале 1990-х последовал новый, возможно самый значительный рост численности вида (рис. 61). В результате в трех южных областях Европейского севера – Ленинградской, Новгородской и Псковской в 2007 г. население косуль оценивалось почти в 14 тыс. особей (Мирутенко, 2007).

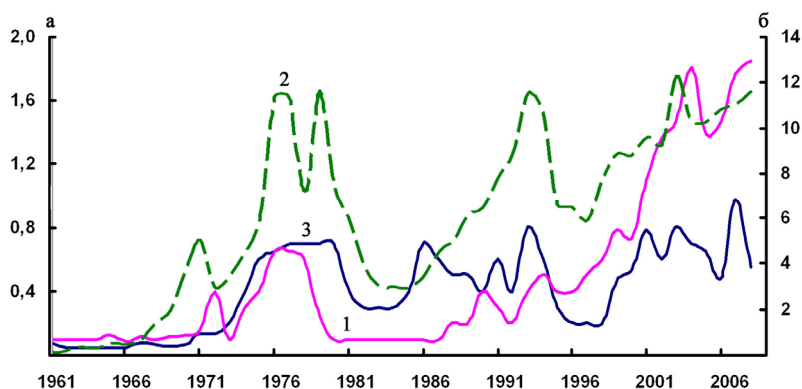


Рис. 61. Изменение численности косули в некоторых областях региона.
 По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – Ленинградская (1), Новгородская (2),
 по оси ординат б – Псковская обл. (3) тыс. экз.
 (по: Русаков, 1979; Данилкин, 1999; Мирутенко, 2004; 2007)

Появление косули далеко за пределами северной границы исторического ареала в наше время было впервые зарегистрировано нами в Карелии в непосредственной близости от Петрозаводска осенью 1964 г. (Данилов, 1974). Наиболее вероятное место, откуда мог придти зверь – это Ленин-

градская обл., где к этому времени косуля встречалась на Карельском перешейке и в ряде южных и западных районов (Соколов, 1959; Тимофеева, 1970).

Подробная хронология и география появления и пребывания косуль в Карелии изложена нами ранее (Данилов, 2009). Подводя итог регистрации встреч косуль в Карелии нельзя не отметить, что они концентрируются в определенных местах: на западе – это район пос. Вяртсиля, в южной Карелии – окрестности Петрозаводска, на юго-востоке – окрестности д. Обжа (Приладожье), на северо-востоке – Прибеломорье. По-видимому, источниками расселения животных были в первом случае – Финляндия и Карельский перешеек, во втором – Ленинградская обл., на севере – вновь Финляндия, а в самом восточном районе – Пудожском звери появились из Вологодской обл. Очевидно, экологическими руслами, по которым продвигались животные, были в первом случае – берег Ладожского озера и северо-восточное побережье Сайминской группы озер, во втором – р. Свирь и берег Ладожского озера, в третьем – р. Свирь и берег Онежского озера и в четвертом – река Оуланка-Оланга и далее озера Пяозеро и Топозеро, а также система озер Куйто и река Кемь (Данилов, 2009).

Известны и чрезвычайно интересны факты появления косуль значительно севернее Карелии – на территории Мурманской обл. Все они, за исключением двух последних встреч животных в 1998 и 2003 годах близ Кандалакши, описаны О. И. Семеновым-Тянь-Шанским (1982).

Привлекает внимание совпадение сроков появления косуль в Карелии и в Мурманской области – большинство из них приходится на начало-середину 1970 годов и на конец 1990-х – середину 2000-х годов. Примечательно также, что все звери пришли почти в одно место – в район Кандалакши и следовали, очевидно, одним и тем же путем. Вероятно пришли они из района Куусамо (Финляндия), где косули появились еще в самом начале 1970-х годов (Siivonen, 1996; Kankaanpää, 1999), а следовали животные, по-видимому, вдоль реки Оуланка – Оланга, используя ее как экологическое русло, что отмечается довольно часто при расселении животных далее – вдоль побережья самых крупных северных озер Пяозеро и Топозеро, а в район Кандалакши по берегам озерно-речной системы Кукас.

Трудно предположить причины появления косуль так далеко за пределами мест их постоянного обитания. Это ни дисперсия молодых, поскольку все зарегистрированные животные были взрослыми, ни выход животных из районов высокой численности, поскольку повсеместно на периферии ареала вида – в Финляндии, в центральных и даже южных районах Ленинградской и Тверской областей плотность населения косули очень невелика, не свойственны косуле и большие перемещения в процессе жизнедеятельности.

Несмотря на довольно многочисленные заходы косуль в Карелию, Вологодскую, Архангельскую и даже Мурманскую области, ожидать сколько-нибудь постоянного их обитания даже на юге этих территорий не приходится. Скудные и однообразные зимние корма, суровые и многоснежные зимы (в северных районах средняя многолетняя высота снежного покрова – 60 см, а продолжительность его залегания – 180 дней), многочисленные хищники – волк, рысь – вот основные причины, препятствующие жизни косули на севере. Исключение могут составлять высокоорганизованные охотничьи хозяйства с полувольным содержанием животных и их подкормкой в течение всей зимы. Общее же объяснение всплеска численности и многочисленных заходов животных далеко за пределы их исторического ареала, начавшихся в 1970-е годы, мы видим все в тех же труднообъяснимых (малопонятных) многолетних колебаниях численности, или «волнах жизни вида».

Биотопическое распределение. Во всех местах современного обитания косуля в крае животные предпочитает мозаику биотопов из лесных полян, перелесков, сенокосов, полей, мелкоконтурных лесных массивов, вырубок, побережья водоемов. Обычные и даже предпочитаемые станции для них – это сельскохозяйственные угодья и их окружение. Крупных лесных массивов животные избегают.

Наблюдается сезонная смена стадий и, связанные с этим, перемещения животных. Летом косули предпочитают сравнительно открытые биотопы – поля, сенокосы, пустоши, лесные поляны и даже сады и огороды, хотя держатся животные преимущественно по окраинам этих открытых и полукрытых пространств. Часто встречаются звери на побережье водоемов, среди молодых зарастающих вырубок, на лесных дорогах. Зимой звери чаще встречаются в лесных угодьях, разреженных сосняках зеленомошных, смешанных насаждениях того же типа, расчлененных рубками разной давности, полянами и сенокосами. Регулярно бывают по берегам озер, рек, с давних времен освоенных человеком для сельскохозяйственных нужд.

Именно такие станции обеспечивают животных кормами в виде травянистых растений, ягодных кустарничков (черника, брусника, голубика, вороника), вереска, верхушечных и боковых побегов кустарников и молодняка ив, клена, дуба, осины, березы, рябины, сосны, ели, можжевельника. Случается (хотя все реже и реже), что в таких местах до глубокой зимы остаются стожки сена, у которых звери держатся довольно надолго.

Лось – *Alces alces* L.

В далеком прошлом, когда большую часть пространства от Балтийского до Белого и Баренцева морей покрывала тайга (рис. 5), ареал лося охватывал почти весь Европейский Север, о чем свидетельствуют многочисленные археологические и палеозоологические находки. Наиболее заметные и известные из них это наскальные рисунки, изображающие как самого лося, так и целые сцены охоты на этого зверя.

Самые северные из петроглифов, изображающие лося, обнаружены на камнях на берегу р. Поной и Канозере на Кольском п-ове (Гурина, 1997; Лихачев, 1999; Жульников, 2006). Широко известны совершенно замечательные по близости к натуре, изображения животных и композиции сцен охоты на лося встречаются среди петроглифов Белого моря и Онежского озера в Карелии (рис. 62). Очевидно, область распространения вида на севере простиралась до самых берегов Баренцева моря, о чем свидетельствуют находки миниатюрных скульптурных изображений лося, зубов этих зверей в неолитических захоронениях первобытных людей на Большом Оленьем о-ве в Кольском заливе Баренцева моря. (Гурина, 1956).



Рис. 62. Сцена охоты на лося (петроглифы Белого моря, по: Савватеев, 1970)

Сведения о северном пределе распространения лося в историческую эпоху крайне скудны. Только у Ф. Д. Плеске (1887) находим данные о добыче лосей в Русской Лапландии – одного зверя на Имандре в 1860 г. и второго возле Сенгельского погоста в 1879 г. Одновременно Ф. Д. Плеске высказывает мнение, что лось в Лапландии в те годы бывал лишь заходом. К такому же заключению приходит и О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1948).

Однако, мы склонны согласиться с О. С. Русаковым (1979), выразившим сомнение в справедливости такого категоричного заключения. Он ссылается при этом на А. А. Силантьева (1898), писавшего о торговле в Лапландии лосиными шкурами по 8 рублей за штуку в 1869 г. и по 5 рублей в 1891 году. В Карелии в 1860-х годах на лосей охотились в Петрозаводском уезде, хотя лоси были там сравнительно редки (Кесслер, 1868). Об увеличении численности этих зверей в то же время в Вытегорском уезде Олонецкой губернии писал И. С. Поляков (1991): «В последнее время лось показывается чаще, и одному старому полеснику удавалось в один день класть на месте стадо в шесть штук» (стр. 105).

Примерно в это же время начинается рост численности лося на всем Европейском Севере России (Кеппен, 1882; Туркин, Сатунин, 1900), Высокая численность лося сохранялась до конца столетия, в частности, на смежной с Карелией территории Петербургской губернии (Тимофеева, 1974).

Однако в начале XX века произошло резкое сокращение поголовья и области распространения этих копытных, охватившее значительную территорию и достигшее кульминации к началу 1920-х годов (Русаков, 1979). С этим согласуется и в некоторой мере объясняет причину происшедшего явления сообщение С. И. Благовещенского (1912) о массовом падеже лосей, вызванном каким-то заболеванием, в Олонецкой губернии в 1907 г.

Вместе с тем, К. Рогачев (1911, цит. по Кулагин, 1932) сообщает о добыче большого числа лосей (30–40 зверей) в сезон 1909–1910 годов в районе Сумского Посада (ныне Беломорский р-н Карелии). По-соседству, в Онежском уезде Архангельской губ. в начале века лоси были обычны (Житков, Бутурлин, 1901, цит. по Кулагин, 1932). Здесь же уместно сослаться и на М. Я Марвина (1959), писавшего о том, что в годы Первой Мировой войны (1914–1917 гг.) в Карелии произошло некоторое увеличение численности лося. На Кольском п-ове в конце XIX века отмечается продвижении лосей на север, а в 1910 г. лось уже регулярно встречался в бассейне оз. Имандра (Семенов-Тянь-Шанский, 1982).

Вслед за некоторым ростом поголовья резкое сокращение численности вида произошло в годы Гражданской войны и последовавшей за тем разрухи (Кончиц, 1935; Юргенсон, 1935; Марвин, 1959). Особенно впечатляют данные, приводимые О. С. Русаковым (1979), касающиеся территории нынешнего Тосненского р-на Ленинградской обл. (бывшая Лисинская царская охота). Здесь на площади 32 тыс. га в 1917 г. насчитывали около 200 лосей, к 1921 году из них осталось всего 3 зверя. В результате массового истребления животных, происшедшего в те годы, к началу 1920-х годов лось на всем пространстве Европейского Севера России стал редок, а северная граница распространения вида «отступила» на юг.

Аналогичная ситуация сложилась в те годы в Скандинавии и в Финляндии. Однако на всем этом огромном пространстве сохранялись территории со сравнительно высокой численностью лося, выполнявшие функции так называемых «мест выживания». Они сыграли очень важную роль в восстановлении населения лося после депрессии. В Финляндии эти участки располагались на юго-западе и северо-востоке страны (Pulliainen, 1974). На российской стороне, судя по упоминаниям в цитированных источниках, а также информации, собранной у охотников-старожилов, они локализовались: на Кольском п-ове – к западу от оз. Имандра (этот район почти совпадает с территорией Лапландского заповедника), в Карелии – 1) вокруг озер Куйто, 2) между населенными пунктами – Сумский Посад – Маленга, а также Ключина Гора – Гимолы и 3) на северо-западном побережье Ладожского озера. В Ленинградской области такими местами можно назвать Карельский перешеек, а также побережье Ладоги и Финского залива (районы Лахты, Мги, Кингисепа). Одна из особенностей топографии этих территорий то, что все они прилегают к крупным водоемам. Значение этих территорий, как мест выживания и последующего восстановления численности лося, по крайней мере на территории России, сохранялось и в период депрессии численности лося в 1990-е годы (Данилов, 2005).

Охота на лосей в России была запрещена в 1919 г., и довольно скоро после этого началось восстановление ареала и численности вида на Европейском Севере России. На Кольском п-ове, уже в 1926 г. лоси встречались в Монче-тундре и Туадаш-тундре в Хибинах, о чем пишет Н. М. Кулагин (1932), ссылаясь на А. А. Битриха (1926). Далее у Н. М. Кулагина находим, что в 1928 г. лосей регистрировали в Чуна-Тундре, на территории проектируемого тогда заповедника, названного впоследствии Лапландским. В 1929 г. в Монче-тундре, к западу от Имандры было убито 10 лосей, и в том же году в междуречье рек Нявки и Чуны было обнаружено уже несколько десятков этих зверей.

В эти же годы, лоси вновь появились и во многих районах Карелии, в том числе и на севере – в Ухтинском (ныне Калевальском) и Тунгудском (ныне Беломорском) районах (Кулагин, 1932). Примерно в те же годы наиболее высокая численность лосей отмечалась в Онежском уезде (Архангельская губ.), где встречались стада в несколько десятков голов. Охотились на лосей и на востоке той же губернии (Алтайский, 1925, цит. по: Кулагин, 1932; Битрих, 1926; Бутурлин, 1934).

В 1930-е годы продолжался рост численности лося и дальнейшее расселение его на север. В 1933 г. животные были зарегистрированы на берегу Кольского залива. Это была самая северная то-

чка встреч лосей в то время. Тогда же летом лоси появлялись, в нижнем течении р. Вороньей, у Лявозера, Енозера, проникая и в тундру (Семенов-Тянь-Шанский, 1948 б). Немногим позже – летом 1943 г. В. С. Дребенцов (1959) наблюдал лосиху с теленком в стаде коров в устье р. Вороньей.

Таким образом, в конце 1930-х – начале 1940-х годов численность зверей на Европейском Севере была довольно значительной. На Кольском полуострове по материалам учетов, выполнявшимся в 1940 и 1941 гг. в Лапландском заповеднике, численность лося в местах зимовок зверей была 3,7 и 4,6 экз. на 1000 га, соответственно (Семенов-Тянь-Шанский, 1948б). Об уровне численности вида в те годы можно также судить по данным добычи лосей на полуострове. В 1941–1945 гг. для нужд действующей армии, тогда было отстреляно 4500 зверей, а по всему Карельскому фронту к ноябрю 1943 г. – 3200 лосей (Дребенцов, 1959; Куприянов, 1972).

Немногим позже учеты, выполненные М. Я. Марвиным в 1946 г. в центральных районах Карелии, продемонстрировали весьма высокую численность вида – 3,9 следа на 10 км маршрута. Это значительно превышает средние показатели относительной численности лося в настоящее время в тех же местах.

В послевоенные годы продолжался стремительный рост численности лося. Так, в Ленинградской обл. в 1948 г. этих зверей насчитывалось 5800, в 1951 г. – 8850, а в 1957 – уже 12000 особей (Русаков, 1969).

На Кольском полуострове к тому времени лось достиг северного предела распространения и занял свой прежний ареал (Гептнер, 1961). По данным О. И. Семенова-Тянь-Шанского (1982) и О. А. Макаровой (1984), северная граница распространения вида в середине 1960-х проходила по линии Заполярный – Мурманск – Ловозеро – Каневка – Верхнее Ондомозеро. Современная граница проводится Н. К. Верещагиным и О. А. Макаровой по условной линии – пос. Борисоглебский – пос. Печенга – г. Кола – Лявозеро – р. Иоканьга (до устья реки Сухой) – пос. Каневка и далее на юг до Белого моря (Верещагин и др., 1995; Макарова, 2008).

Характерной особенностью ареала лося в период наибольшей численности и расширения области распространения стало формирование популяционных группировок зверей за границами их постоянного обитания, т.е. мозаичность ареала на его периферии. Так, по данным О. С. Русакова (1979), ссылающегося на сведения охотников-корреспондентов и главного охотоведа Мурманской обл. Р. С. Захарова, лоси в этот период в отдельные годы оставались зимовать на побережье Баренцева моря и в лесотундре по долинам рек, заросших ивняком, и, даже жили оседло на п-ове Рыбачий.

В Карелии медленный рост численности лося продолжался до 1950-х годов, в следующее десятилетие этот процесс ускорился, но в середине его последовало труднообъяснимое сокращение численности вида (рис. 63), которое наблюдалось и в других регионах севера, в том числе и в Финляндии (Данилов и др., 1978; Т. Nygren, 1996). Затем наступил период продолжительного роста населения лося. Этот процесс охватил не только Европейский Север России, но и всю огромную территорию от берегов Норвежского до Охотского моря (Данилов, 1986; Danilov, 1987).

На Кольском п-ове драматическое сокращение численности лося произошло в середине 1970-х. В 1971 г. здесь насчитывалось около 12, а в 1979 г. лишь 5,8 тыс. экз. Одной из причин этого снижения стал перепромысел. В 1980-е годы началось постепенное восстановление населения вида, в результате в 1998 г. здесь насчитывали уже около 10 тыс. особей (Хохлов, 2009). Однако в начале нового тысячелетия сокращение численности лося в Мурманской обл. повторилось, и с 2000 г. число животных сократилось с 8,6 до 4,3 тыс. в 2008 г. (Ломанов, Ломанова, 2004; Ломанова, 2007; 2009).

В Карелии, Архангельской и Вологодской обл. последнее десятилетие наблюдается медленный, но постоянный рост численности вида (Данилов и др., 2009; Чукальский, 2009) (рис. 63).

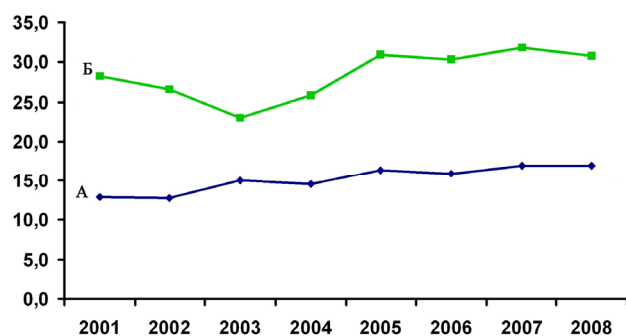


Рис. 63. Изменение численности лося, тыс. экз. в Карелии (А) (по: Данилов и др., 2009) и Архангельской области (Б), (по: Чукальский, 2009)

Как было показано выше, распространение, численность и распределение ресурсов лося значительно изменялись на протяжении всех лет наблюдений. Колебания численности во всех частях изучаемого края происходили в одни и те же промежутки времени. Среди основных причин ответственных за сокращение или увеличения поголовья лося разными исследователями назывались: изменение кормовой базы, влияние крупных хищников, нерациональное использование ресурсов вида, браконьерство. Однако и в странах Фенноскандии (Т. Nygren 1987, 1996; Myrberget, 1990; Т. Nygren, Pesonen, 1993; Cederlund, Markgren, 1987), где численность крупных хищников невелика, почти нет браконьерства, а управление популяцией лося более совершенно, чем в России, изменения численности вида происходило почти синхронно с таковым в Карелии (Данилов, 2003; 2005). Данное противоречие заставляет искать другое объяснение этим колебаниям. Мы предполагаем, что наблюдаемый процесс – это проявление многолетних периодических изменений численности, так называемых «волн жизни», характерных для вида. Анализ исторических и литературных источников позволяет с большой долей вероятности говорить о существовании столетних циклов изменений численности и распространения лося на больших площадях с пиками, приходящимися на третью четверть столетия (Данилов, 2003, 2005; Nygren et al., in press) (рис. 64).

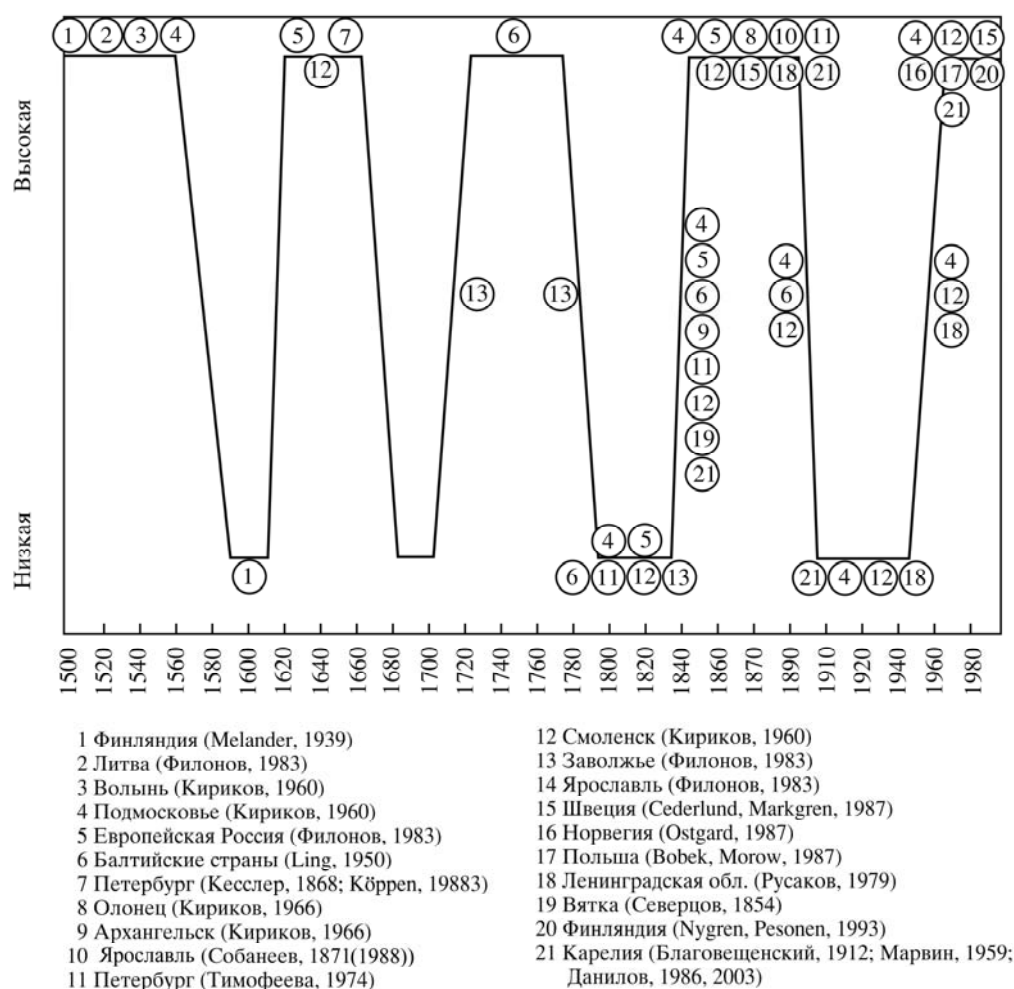


Рис. 64. Реконструкция многолетних периодических колебаний численности лося на Севере и в центральной части Восточной Европы (по: Данилов, 2005, Nygren, 2001)

Биотопическое распределение. Сезонные перемещения. На Европейском Севере России летом лось встречается во всех типах ландшафтов и биотопов от равнинных и горных тундр Кольского п-ова до фрагментированных смешанных лесов Псковской обл., близких по облику к лесостепным ландшафтам. Тем не менее, летом лось предпочитает полуоткрытые станции – прибрежные леса, непосредственно берега водоемов, молодые 5–7-летние вырубki, моховые болота, сырые пожни и сенокосы, т. е. уголья обеспечивающие животных кормами и хотя бы частично «проветриваемые» и спасающие их от нападения кровососущих насекомых.

Зимой на первое место в жизни зверей выходят зарастающие вырубki разных типов 5–20-летней давности, возобновившееся лиственными и хвойными породами. Особенным предпочтением пользуются сосновые молодняки естественного и искусственного происхождения с примесью осины, ивы, рябины, березы. Часто встречаются звери и их следы на зарастающих ивнякам пожнях и небольших по площади сенокосах, расположенных, как правило, в поймах малых речек и ручьев и окруженных спелыми смешанными хвойно-лиственными насаждениями на слабо всхолмленном рельефе. Важное место в зимней жизни лося играют небольшие лесные болота, на окраинах которых обычны ивняки и сосновый подрост.

В Ленинградской, Вологодской, на юге Архангельской обл., в южной и центральной Карелии совершенно специфическими и уникальными по кормности и защитности (от человека) угольями стали для лося заболоченные сосняки после проведения в них лесосушительной мелиорации. Ранее в таких станциях лоси встречались редко и преимущественно проходом. После дренирования этих территорий, занимающих в Ленинградской обл. и Карелии **1290000** гектаров, кавальеры канав, особенно магистральных, покрылись кустарниками ив, порослью осины, рябины, березы, в непосредственной близости от канав местами появился многочисленный сосновый подрост, это и превратило заболоченные сосняки в прекрасные лосиные уголья, которые по-прежнему остаются труднодоступными для человека. На протяжении последних 25–30 лет в районах, где лесомелиоративные работы проводились особенно широко, наблюдается постоянное присутствие лосей в этих угольях, а в отдельные годы и концентрация в них животных.

Своеобразны и также очень привлекательны для лося старые дренированные поля, расположенные на Карельском перешейке и в Карелии (в Приладожье), на территориях, до Второй Мировой войны принадлежавших Финляндии. Большинство этих прежде сельскохозяйственных земель заброшены и не используются даже как сенокосы. На этих площадях сначала канавы, а теперь и сами поля зарастают ивнякам и лиственными молодняками, становясь одними из лучших лосиных уголий.

На Европейском Севере России с его тысячами озер и рек большую роль в жизни лося зимой играют побережье этих водоемов. Животные кормятся по самой кромке берегов озер, поросших, как правило, ивняком, лиственным мелколесьем и можжевельником. Звери передвигаются непосредственно по льду, где глубина снега меньше. Такое поведение чаще наблюдается в конце зимы, в период глубокоснежья. Здесь же на берегу или прямо на льду они устраиваются и на лежку. На всхолмленных берегах озер южной экспозиции, где снег тает в первую очередь, часто происходит и ранний отел лосих. Летом лоси кормятся и непосредственно водной травянистой растительностью.

Биотопическое распределение лося характеризуется хорошо выраженной сезонной сменой местобитаний, что определяется сезонными изменениями питания, глубиной снегового покрова и кормностью уголий (концентрация корма). Перемещения животных в процессе этой смены вполне могут быть классифицированы как миграции, поскольку представляют собой периодическое выселение и возвращение животных на прежнее место, что по классификации перемещений животных, предлагаемой Ю. Одумом (1975) и есть миграции. Описываемые далее перемещения животных вполне укладываются как миграции и в классификационную схему, предложенную К. П. Филоновыми (1983).

В конце зимы, в период глубокоснежья, иногда усугубляющегося настами, лоси часто концентрируются в сосновых молодняках и на вырубках, покрывшихся хвойно-лиственным мелколесьем. На севере Карелии местами концентраций часто становятся также скальные сосняки с многочисленным подростом сосны, который уничтожается за 3–4 зимовки большого числа животных. Как ни странно, концентрации, особенно на севере, наблюдаются и на сфагновых болотах с сосновым редколесьем. На юге большинство таких болот дренированы и засажены сосной, что сделало их особенно привлекательными для лосей.

Характерной особенностью миграций лося на севере региона является их большая, по сравнению с центральной и южными частями, протяженность. Это связано с большей высотой снегового покрова и неравномерностью его распределения. Так, исследования, выполненные в Лапландском заповеднике, показали, что биотопы, в которых высота снежного покрова превышает 70–80 см, непригодны для зимовок лосей и большая часть зверей уже в ноябре – начале декабря откочевывает из них в малоснежные боры и речные долины юго-западной части заповедника (Семенов-Тянь-Шанский, 1982). На юге – в Ленинградской, Новгородской, Псковской областях с их высокой мозаичностью угодий, разнообразной кормовой базой и сравнительно невысоким снежным покровом сезонная смена стадий не столь ярко выражена (Русаков, 1979).

В Карелии предзимние или раннезимние миграции лосей на севере республики обычно начинаются в конце ноября, в южных районах это происходит примерно на две недели позже. И на севере, и на юге сроки перемещения лосей сдвигаются иногда на 2–3 недели в зависимости от времени становления снегового покрова. Случаются и приостановки в движении животных. На юге Карелии это обычно происходит в начале декабря, в период оттепелей, которые наступают с удивительным постоянством в одно и то же время. Активные и массовые перемещения животных начинаются после того, как глубина снега в летних стадиях превысит 15–20 см.

Особенностью зимних миграций лося в Карелии является их чрезвычайно большая вариабельность и по направлению, и по протяженности, при сравнительно небольшой 7–60 км протяженности (рис. 65). Установлено, что наибольшие по длине миграции лоси совершают на севере региона. Здесь же удалось проследить и динамику миграций лося за период наблюдений (Данилов, Марковский, 1998).

В начале – середине 1960-х наблюдались хорошо выраженные сезонные перемещения лосей от побережья Белого моря в западном и юго-западном направлениях. Звери достигали района озер Куйто, где и оставались на зимовку.

В начале – середине 1970-х годов интенсивность миграционного потока этого направления ослабла. Лоси стали оставаться в летних местах обитания или задерживаться на полпути к прежним зимовкам – между автомагистралью Петербург – Мурманск и железной дорогой того же направления (в районе озер Энгозеро и Кереть). Происходило это потому, что большие по площади вырубки начала 1960-х годов в Прибеломорье, а также вдоль авто и железной дорог восстановились и превратились к тому времени в хорошие лосиные угодья, которые и задерживали животных.

С другой стороны этот феномен может быть объясним повсеместно высокой численности животных в те годы, при которой многие звери оставались на зимовку в летних местах обитания, нивелируя таким образом интенсивность миграции. Подобные и иные закономерности распределения животных на разных фазах динамики численности обсуждались нами ранее (Данилов, 1986; 2005; Данилов, Марковский, 1998).

Так или иначе, но в середине 1980-х годов миграции лосей на севере Карелии возобновились в том же направлении и в те же места зимовок. Предполагается, что это произошло потому, что большая часть вырубок в Прибеломорье и в полосе между авто и железной дорогами переросли и превратились в жердняки, т. е. малоприспособленные для обитания лося угодья. Всего несколькими годами позже, т. е. в начале 1990-х годов, и численность лося стала катастрофически сокращаться по всей Карелии. Таким образом, и здесь мы имеем альтернативное объяснение причин, восстановления сезонных перемещений зверей (Данилов, 2005).

В южных и центральных районах Карелии характерны разнонаправленные сезонные перемещения лосей и относи-

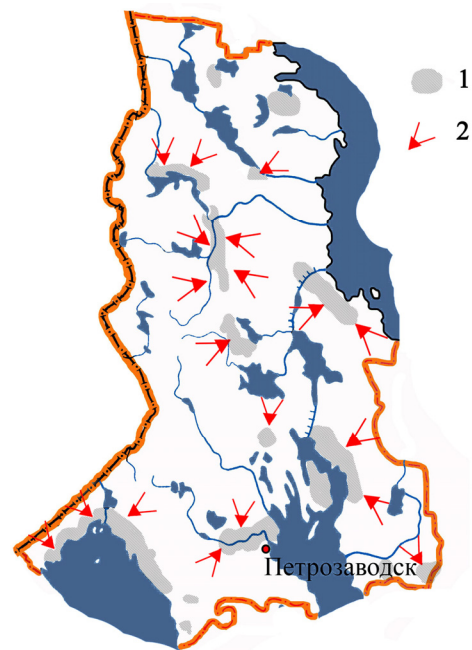


Рис. 65. Сезонные перемещения и зимние концентрации лося в Карелии: 1 – места концентраций, 2 – пути раннезимних перемещений (по: Данилов, Марковский, 1998)

тельно короткие дистанции миграций. Из всего многообразия направлений на юге республики можно выделить: 1 – движение животных в южном и восточном направлениях – в Приладожье, 2 – в юго-западном и западном – в Заонежье, 3 – в юго-западном – в районе Ветренного пояса (рис. 65).

Ранневесенние или обратные перемещения животных начинаются в конце марта и завершаются в конце апреля – самом начале мая, т.е. до наступления времени отела.

Различия раннезимних и ранневесенних миграций лосей заключаются в том, что сроки и интенсивность движения животных в начале зимы растянуты и занимают значительно больше времени. Как уже отмечалось, в оттепели, особенно сильные, сопровождающиеся таянием и даже полным сходом снега, животные останавливаются и держатся в местах, где их застала эта оттепель. Но, и без оттепелей звери двигаются медленно и разрозненно, кормятся и задерживаются в благоприятных местах на 1–3 дня и такие остановки они совершают на своем пути неоднократно. В отдельные годы, если приостанавливается и задерживается выпадения снега, такие перемещения, начавшись в конце ноября, завершаются лишь в начале января.

Ранневесенние миграции проходят в более сжатые сроки, животные двигаются почти не задерживаясь даже в кормовых местах и к середине-концу апреля достигают мест отела. Нельзя не заметить, что сезонные – раннезимние и ранневесенние перемещения лосей в общих чертах – по продолжительности миграций, поведению зверей в их процессе во многом сходны с осенними и весенними миграциями птиц (Данилов, 2005; Данилов, Марковский, 1998).

В настоящее время общий характер сезонных перемещений лося в Карелии сохраняется. Однако масштабы миграций и количество животных, собирающихся в районах зимних стойбищ, значительно сократились по сравнению с годами наибольшей численности лося.

В Ленинградской, Новгородской и Псковской обл. сезонные миграции разнонаправлены. Зимние концентрации животных наблюдаются в прибрежных зонах крупных озер – Ладожского и Онежского (Приладожье, Заонежье Прионежье (Русakov, 1979; Данилов, 2005; Данилов, Марковский, 1998). Протяженность и направления миграций могут меняться в зависимости от численности лося, изменения кормности угодий, и звери могут быть более оседлыми, как в Ленинградской области (Тимофеева, 1974), или наоборот совершать дальние перемещения, как, например, в Архангельской области, где максимальная протяженность миграций составляет 200–300 км (Жирнов, 1967).

Таким образом, сезонная смена стадий позволяет лосю с наименьшими затратами энергии при передвижениях, поиске корма адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды, с наибольшей выгодой для себя использовать достоинства местообитания.

4.2.4. Новые виды млекопитающих

Новые виды млекопитающих появились на Европейском Севере России в результате их акклиматизации и расширения ареалов некоторых животных вследствие изменений климата, антропогенной трансформации биотопов и ландшафтов, создания высокой плотности некоторых зверей – объектов охоты и последующего их естественного и искусственного расселения из этих мест, а также в виде проявления многолетних периодических колебаний численности видов, так называемых «волн жизни», при которых происходит пульсация границ ареалов и появление животных далеко за их пределами (Данилов, 2009).

Русский север – это территория с весьма ограниченным видовым составом и ресурсами охотничьих животных, к тому же серьезно подорванными в начале XX столетия, т. е. еще задолго до начала активной кампании по реконструкции и обогащению животного мира края. Акклиматизация животных – один из самых мощных антропогенных факторов, изменяющих разнообразие жизни на популяционном, видовом и экосистемном уровнях.

Системная и широкомасштабная интродукция новых зверей в России началась в конце 1920-х годов. Движущей идеей этих работ была реконструкция и обогащение фауны с целью более полного использования земли и в частности повышения продуктивности охотничьих угодий. В 1920–1930-е годы эта идея активно пропагандируется В. Я. Генерозовым, Б. М. Житковым, П. А. Мантейфелем и другими известными учеными. Первым представителем инородной фауны в России стала ондатра, выпущенная в 1928 году на Соловецких островах. Нельзя не заметить, что первые опыты

по интродукции многих новых видов производились именно на Европейском севере России. Одним из аргументов такой политики была ошибочность представлений о ненасыщенности северных биоценозов. Всего здесь предпринимались попытки выпуска 10 видов пушных и копытных зверей. Одновременно с акклиматизацией не менее активно реализуются проекты по реакклиматизации, т. е. восстановлению ценных, но почти истребленных аборигенных животных в пределах их прежних ареалов. На территории края это был прежде всего речной бобр.

Первоначально в России повсеместно основное внимание было сосредоточено на акклиматизации пушных зверей. Это вполне понятно так как в 1920–1930-е годы пушнина была одним из источников получения валюты для восстановления промышленности и сельского хозяйства, разрушенных в годы Первой мировой и Гражданской войн. О масштабах этих работ можно судить по таким цифрам: за последние полвека у нас в стране расселено 45 видов животных, из них 33 вида отечественной фауны и 12 инородной (кролик, шиншилла, ондатра, нутрия, канадский бобр, канадская лисица, енот-полоскун, американская норка, американский скунс, лань, муфлон, овцебык). Общее количество выпущенных зверей достигает 500 тысяч особей. Уже в 1930-е годы ежегодно по всей стране расселяли более 4500 зверей разных видов (рис. 66).

Наибольшего расцвета акклиматизационные работы достигли в послевоенные – 1950-е годы, когда было выпущено более 60 % всех новоселов. В последующем с восстановлением экономики страны направление развития охотничьего хозяйства, особенно в Европейской части, стало изменяться от промысла к спортивному его ведению, соответственно, изменялось и направление акклиматизационных работ «в пользу» объектов спортивной или любительской охоты и, в первую очередь, копытных зверей (рис. 66). Это направление развивалось до начала 1990-х годов, когда вместе с общим социально-экономическим кризисом в стране произошла и катастрофа охотничьего хозяйства. На Европейском Севере России ход работ по акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных повторяет таковую по всей стране. Детали этих работ, результативность, последствия интродукции новых видов млекопитающих для природных комплексов будут обсуждаться в видовых очерках.

Ондатра – *Ondatra zibethica* L.

Ондатра североамериканский грызун, известный также под именем мускусной крысы или американской выхухоли.

Впервые на евразийском континенте в естественной обстановке ондатра появилась в Чехословакии, где возле Праги в 1905 г. (по некоторым данным в 1906) было выпущено около 20 зверьков. Через 10 лет ондатр встречали уже в Баварии. Предпринимались попытки воспрепятствовать ее расселению, не давшие, однако, результата, и ондатра очень быстро распространялась по Европе. Этому способствовало также то, что в те годы во Франции, Бельгии, Польше ондатру разводили на фермах, при этом неизбежны были побеги зверьков, их расселение в естественных условиях. Затем фермы и вовсе были ликвидированы, и немало животных оказалось на воле, т. е. все обстоятельства способствовали успешной экспансии нового вида в Европе.

По свидетельству Н. П. Лаврова (1957), знавшего об акклиматизации ондатры все или почти все, в нашей стране эти животные появились в 1927 г. Тогда из Финляндии поздней осенью привезли 20 зверьков для выпуска на Большом Соловецком о-ве. Однако навигация к тому времени уже

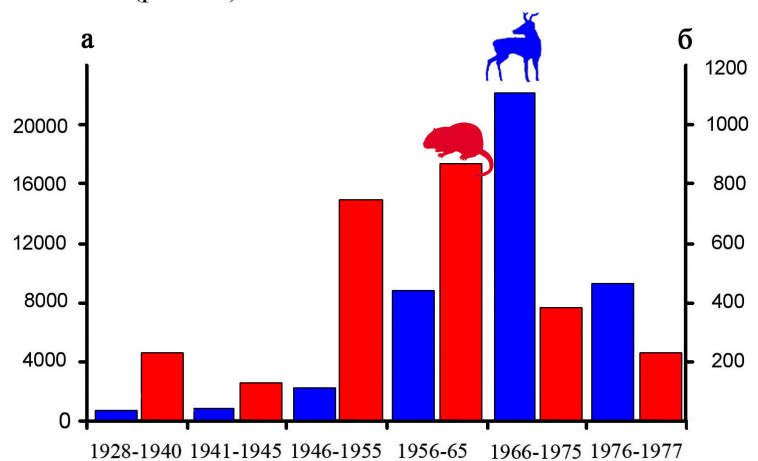


Рис. 66. Расселение пушных и копытных зверей в СССР. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – выпущено пушных зверей, по оси ординат б – выпущено копытных зверей, экз. (по: Павлов, 1978)

закончилась, и зверьков содержали до весны в г. Кемь. Были они выпущены на остров или нет, Н. П. Лавров не сообщает. Далее он пишет о том, что осенью 1928 г. из Финляндии поступило 110 ондатр, 99 из которых были выпущены в озера Большого Соловецкого острова. Весной следующего года из Монреаля в Ленинград доставили большую партию зверьков, из которых 157 особей были перевезены также на Б. Соловецкий о-в, а остальные в Пушкинский зверосовхоз, где было организовано опытное хозяйство (Лавров, 1957).

Широкомасштабное расселение нового вида с использованием собственного племенного материала началось в 1931 году. За время, минувшее с первых выпусков и до конца 1970-х годов в Советском Союзе было выпущено почти 330 тысяч зверьков (Павлов, 1978). В результате этого, а также естественного расселения животных область распространения ондатры в бывшем СССР простирается сейчас примерно от 20° 10' до 164° 20' восточной долготы и от 39° 15' до 71° 30' северной широты, что по площади превышает естественный ареал этого вида в Северной Америке.

Интродукция. Распространение. Численность. Начало акклиматизации ондатры на Европейском Севере России (не принимая во внимание ее расселение на Соловецких о-вах) было положено серией выпусков зверьков: в 1929 г. в Архангельской обл. (Холмогорский р-н, бассейн Большого Слободского озера), в 1930 г. в Вологодской обл. (Харовский р-н, оз. Катромское), в 1931 г. на Кольском п-ове (Лапландский заповедник, старица р. Чуны), в 1932 г. в Карелии (Пудожский р-н, в семи разных озерах). Активное расселение ондатры в этих областях продолжалось все последующие 1930-е годы, но уже за счет местного племенного материала. Несколько позже – в 1938 г. ондатру выпустили в Ленинградской обл., а в послевоенные – 1947 и 1948 годы в Новгородской и Псковской областях, соответственно.

Вспоминая о расселении ондатры в Приладожье (Карельский перешеек, юго-западная Карелия) необходимо учитывать, что ранее эта территория входила в состав Финляндии, и ондатру здесь выпускали еще финны в 1920-е годы. В результате в послевоенное время, т. е. после пересмотра государственных границ, оказалось, что ондатра здесь встречается повсеместно. В ряде мест северо-западной части Ладожского озера и некоторых, прилегающих к нему внутренних водоемах (Карелия, Карельский перешеек), в послевоенные годы была обнаружена т. н. черная ондатра (*O. zibethica macrodon* Magtiam). В Сортавальском р-не в послевоенные годы этот подвид составлял 16 % всего населения вида (Лавров, 1957). Она отличается от номинального подвида тем, что у нее остевой волос спины коричнево-черного цвета, подпушь охристо-золотистая, на животе желтовато-серая полоса с более темным цветом по центральной линии. Щеки желто-коричневые. При встрече черной и бурой ондатр происходит поглотительное скрещивание в пользу бурой формы, вот почему все вселения черной морфы в водоемы, где обитает бурая ондатра, завершались неудачей.

Активная деятельность по интродукции ондатры, сопровождалась быстрым ее расселением и ростом численности, в результате уже в середине 1930-х годов стал возможен ее промысел. Он был весьма добычливым, а его продукция в конце 1930-х годов вывела новый вид на второе-третье место по стоимости в заготовках «дикой» пушнины во всех северных областях региона. Выпуски ондатры продолжались даже в военные годы. В 1941–1945 гг. в Карелии, Архангельской и Вологодской областях было выпущено 864 ондатры. Разумеется, в то же время продолжалось и естественное расселение зверьков независимо от того чьи войска занимали в данный момент ту или иную территорию.

Новая волна выпусков, охватившая все области севера Европейской части России, началась в конце 1950-х и продолжалась до середины 1960-х годов, а в Ленинградской обл. до начала 1970-х. В те же 1970-е все еще случались внутриобластные и даже внутрирайонные выпуски зверьков во всех областях севера. Однако выпуски 1950–1960-х, и уж тем более 1970-х не были необходимы. К тому времени все северные области региона были заселены ондатрой.

Весьма примечательно, что в 1951 г. в Ленинградской обл. на оз. Вялье была выпущена черная ондатра, отловленная на Карельском перешейке. Очень скоро здесь сформировалась локальная популяция с высокой плотностью населения зверьков, ставшая впоследствии источником для расселения черной ондатры в области и за ее пределами.

Итак, уже в начале 1950-х годов Европейский Север России был почти полностью заселен новым видом. Более того, именно в середине 1950-х годов население ондатры достигло наивысшей численности в Карелии, Мурманской, Вологодской и Архангельской областях. Но, вслед за тем на

большинстве крупных водоемов этих территорий произошло катастрофическое падение численности ондатры, а несколько позже – в конце 1950-х – начале 1960-х тоже случилось в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях

В качестве объяснений этому явлению приводились и неблагоприятный гидрологический режим, в частности резкое падение уровня крупных озер (Ладожского, Онежского и Чудского) и водоемов их бассейнов в 1955–1956 гг., и связанное с этим промерзание прибрежной зоны водоемов, их малокормность, эпизоотии. Все эти факторы действительно имели место, но нельзя не учитывать также и особенности процесса акклиматизации видов, а именно быстрый рост их численности после адаптации к новым условиям, или, так называемый, акклиматизационный взрыв, завершающийся обычно глубоким падением численности, что, очевидно, имело место и на изучаемой территории. Расчет продолжительности периода от начала интродукции вида до наибольшей его численности или до акклиматизационного (популяционного) взрыва на изучаемой территории составил для ондатры 20–25 лет. Поясняя этот расчет, приходится повторить некоторые данные. Первые выпуски зверьков в Мурманской, Архангельской, Вологодской областях и Карелии проводились, соответственно, в 1931, 1929, 1930 и 1932 гг., а наибольшей численности вид достиг в начале-середине 1950-х годов (рис. 67).

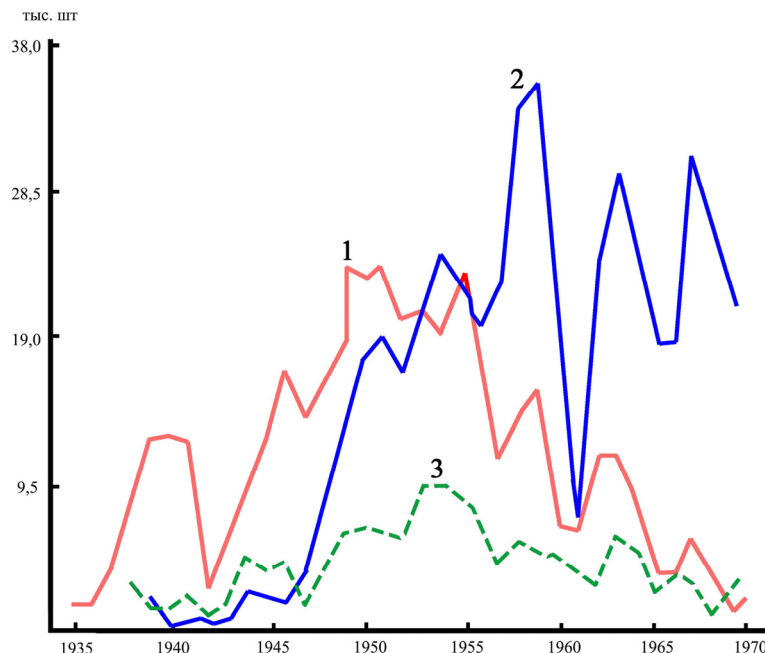


Рис. 67. Изменения численности ондатры в некоторых областях Европейского Севера России, по данным заготовок шкурок. По оси абсцисс – годы; по оси ординат – заготовки шкурок, тыс. шт. 1 – Карелия, 2 – Ленинградская обл., 3 – Вологодская обл. (по: Данилов, 2009)

Распределение ондатры на Европейском Севере России крайне неравномерно, как неравномерны и условия ее обитания, варьирующие от олиготрофных ледниковых озер Кольского п-ова с редким бордюром тростника и осок вдоль каменистых берегов, до эвтрофных водоемов юга Вологодской, Псковской и Новгородской областей, изобилующих растениями с плавающими листьями и прибрежными зарослями тростника, камыша, рогоза (рис. 68). Соответственно, и численность ондатры на таких водоемах различается многократно. Наиболее полно удалось проследить эти связи на территории Карелии.

На севере республики, где преобладают озера с каменистыми берегами, бедными травянистой растительностью в среднем на 1 км береговой линии, пригодной для обитания ондатры, приходится менее одной семьи. На юге, где типы водоемов разнообразнее, а их эвтрофикация значительно выше, выше и численность животных. Здесь в пригодных для ондатры угодьях насчитывается в среднем 1,5–3 семьи на 1 км береговой линии. Однако такие показатели учета характерны для озер

с узкой прибрежной зоной, где произрастает водная растительность. Для водоемов со сплавинными берегами или с обширным прибрежным мелководьем, заросшим тростником, камышом, рогозом и другими растениями лучше использовать показатели численности, отнесенные к единице площади (гектар или км²). В лучших типах таких угодий в Карелии численность ондатры достигает 4–5 семей на гектар (оз. Куркунлампи, заливы Ладожского озера в районе пос. Куркийоки), в хороших угодьях – до 3 семей (оз. Логмозеро, побережье Ладоги у островов Лункулансаари и Мантинсаари), а в средних – до 2-х семей на гектар угодий (озера Шальское и Муромское, заливы Онежского озера в районе пос. Великая губа, Спасская губа) (рис. 68).



Рис. 68. Типы ондатровых угодий: а – олиготрофные озера севера (фото К. Тирронена); б – мезотрофные водоемы бассейна Ладожского озера; в – эвтрофные заливы Ладожского озера (фото П. Данилова)

Биотопическое распределение. Ондатра обитает в самых разнообразных водоемах – от великих европейских озер Ладожского, Онежского и Чудского до торфяных и глиняных карьеров; от таких крупных рек как Нева, Печора, Свирь, Северная Двина до небольших ручьев, мелиоративных и придорожных канав. Встречается она в больших – Санкт-Петербург, Архангельск, Вологда, Петрозаводск и в малых городах – Приозерск, Сортавала, Олонец, Вытегра, и в сельских населенных пунктах (рис. 69).

Основные условия для благополучного существования зверька – это достаточное количество корма (водно-болотной растительности и некоторых беспозвоночных животных), благоприятный гидрорежим водоема (без резких сезонных изменений) и возможность устройства жилищ и убежищ, надежно защищающих животных от непогоды и хищников.

Динамика численности. Наиболее подробно мы имели возможность проследить изменение численности ондатры в Карелии, используя данные М. Я. Марвина за 1940-е – 1950-е годы, Э. В. Ивантера за 1960-е и наши за все последующие.

Новый вид полностью заселил Карелию и достиг здесь максимальной численности в начале 1950-х годов. Первое резкое сокращение ее населения произошло в конце 1950-х (1956–1958 гг.). Тогда заготовки шкурок ондатры упали с 25 до 10 тысяч в год. Далее последовал ряд ступенчатых падений численности, выразившихся в сокращении заготовок шкурок: в 1960–1961 годах с 15 до 6 тысяч, в 1965–1966 годах – с 8 до 4 и в 1969–1971 с 4 до 1,5 тысяч шкурок в год (Данилов, 1979).



Рис. 69. Поселение ондатры на окраине г. Петрозаводска (фото К.Ф. Тирронена)

Мониторинговые наблюдения за ондатрой на модельных водоемах в Карелии позволили проследить динамику ее населения на протяжении 35 последних лет. Согласно этим данным, численность ондатры с конца 1960-х до середины 1970-х сократилась в 5–10 раз. Затем последовал некоторый ее рост, продолжавшийся до начала 1980-х, и вновь сменившийся падением, но не столь глубоким и непродолжительным. В конце этого десятилетия численность вида увеличилась, а максимальные значения превысили предшествующий минимум в 4 раза (рис. 70).

Из многих факторов, отрицательно влияющих на состояние и рост населения ондатры в Карелии, существенное значение имеют резкие сезонные изменения гидрологического режима водоемов, особенно падения уровня воды поздней осенью и зимой.

Именно резким изменением гидрологического режима крупных водоемов первоначально и объяснялось сокращение численности ондатры в Карелии в середине 1950-х и в начале 1960-х годов (Ивантер, 1965; Данилов, 1979; Данилов, Ивантер, 1979). Однако анализ изменений численности вида за более длительный отрезок времени убеждает, что эта причина была далеко не единственной. Не менее важным фактором было значительное недоиспользование запасов ондатры в годы ее максимальной численности. Именно в период так называемого «акклиматизационного

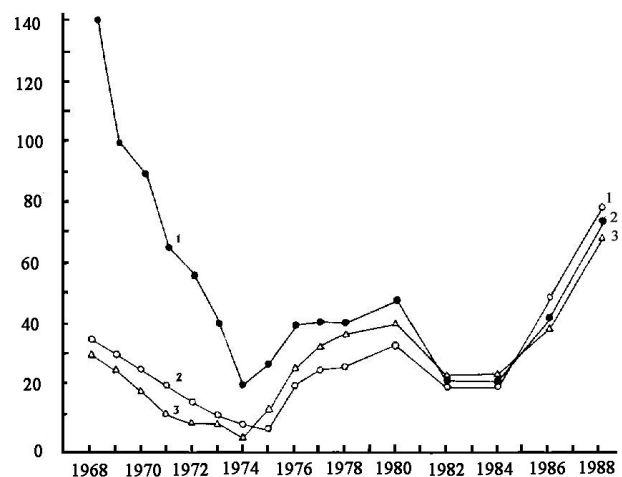


Рис. 70. Изменение численности ондатры в Карелии на модельных водоемах: 1 – оз. Куркунлампи, 2, 3 – заливы Ладожского озера. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – число семей (по: Данилов, 2005)

взрыва» – в конце 1940-х – начале 1950-х годов – следовало всемерно интенсифицировать промысел ондатры, чего, к сожалению сделано не было. В результате на многих водоемах возникло перенаселение животных, что при относительной кормовой бедности карельских водоемов, привело к нарушению баланса между численностью животных и емкостью угодий, истощению запасов корма, снижению численности ондатры и стабилизации ее населения на низком уровне (Данилов, 1983).

В этой ситуации новая волна лет неблагоприятных в гидро-климатическом отношении (1971–1974), отличавшихся чрезвычайно сухим, жарким летом с количеством осадков ниже нормы, привела к сильному обмелению водоемов и вызвала почти катастрофическое падение численности ондатры не только на крупных озерах Ладожском, Онежском, Чудском, Псковском, но и на большинстве малых и средних озер. Механизм действия этого фактора достаточно хорошо изучен. Летом – обсыхание прибрежной зоны и частичная гибель травянистой растительности. Зимой – промерзание прибрежной мелководной зоны, в результате чего ондатра оказывается отрезанной от корма и погибает.

Одновременно с выявлением абиотических факторов, ответственных за изменение численности ондатры, материалы многолетних наблюдений позволяют с большой долей вероятности предположить становление у нас циклических изменений численности ондатры, свойственных виду на его родине в Северной Америке. Полный цикл там занимает 8–9 лет, при этом размах колебаний достигает 10–15 и даже 20 кратного размера (Viljugrein et al., 2001; рис. 71).

Из биотических факторов заслуживают обсуждения болезни ондатры, носящие характер эпизоотий и хищники. Болезни ондатры на севере Европейской части России не изучены. Известна высокая восприимчивость ондатры к туляремии, заболевание животных паратифом, стригущим лишаем и болезнями, природа которых не установлена. Так, по описанию М. П. Альтшуля (1963б; 1965) массовая гибель ондатры регистрировалась на Карельском перешейке в 1948, 1951 и 1956 годах. В Карелии в 1946, 1947 и 1950 гг., а в Новгородской обл. в 1960 г. При вскрытии трупов были обнаружены: гиперемия, язвы и прободение кишечника, иногда поражение печени. Признаков, свойственных туляремии и возбудителя этой болезни не обнаружено. Однако, по свидетельству того же автора в 1959 г. в пос. Свирица и д. Загубье (Ленинградская обл.) в сезон промысла ондатры было зарегистрировано несколько случаев заболевания ондатролов и членов их семей туляремией.

В условиях Европейского Севера список врагов ондатры почти столь же длинен, как и в более южных частях ее ареала. Однако многие хищники, особенно пернатые, в изучаемом регионе далеко не так многочисленны, как на юге.

Значительно более существенна роль хищных млекопитающих как врагов ондатры и фактора регулирующего численность грызуна, особенно американской норки.

Американская норка – хищник наиболее специализированный на добыче ондатры. На родине этих животных – в Северной Америке ондатра является основной жертвой хищника. Становление и синхронизация циклов динамики численности хищника и жертвы на новой для них территории обсуждаются ниже, здесь же мы считаем возможным привести сведения, полученные нами в процессе полевых исследований, а также наблюдения и мнение исследователей, выполнявших подобную работу. Так, М. П. Альтшуль (1970) считает, что основной причиной сокращения численности ондатры на Карельском перешейке в 1960-е годы стало появление, размножение и повсеместное распространение американской норки. Аналогичное мнение высказывает и О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1982), обсуждая акклиматизацию этих североамериканских млекопитающих на Кольском полуострове. Б. Б. Лебле (1965) говорит о том же применительно к Архангельской области. И в Карелии мы наблюдали активную охоту американской норки за ондатрой, и неоднократно добывали хищника в капканы и живоловки на ондатровых хатках, внутри них и на кормовых столиках грызуна. Так же как и М. П. Альтшуль, мы регистрировали драматическое сокращение численности ондатры в некоторых лучших местообитаниях вида в Приладожье в начале – середине 1970-х годов вслед за появлением здесь и ростом численности американской норки (Данилов, 1979; 1983). Подобные сведения можно встретить во многих публикациях, освещающих ход акклиматизации ондатры в регионах, где она встретила с американской норкой (Вопросы ондатроводства, 1979).

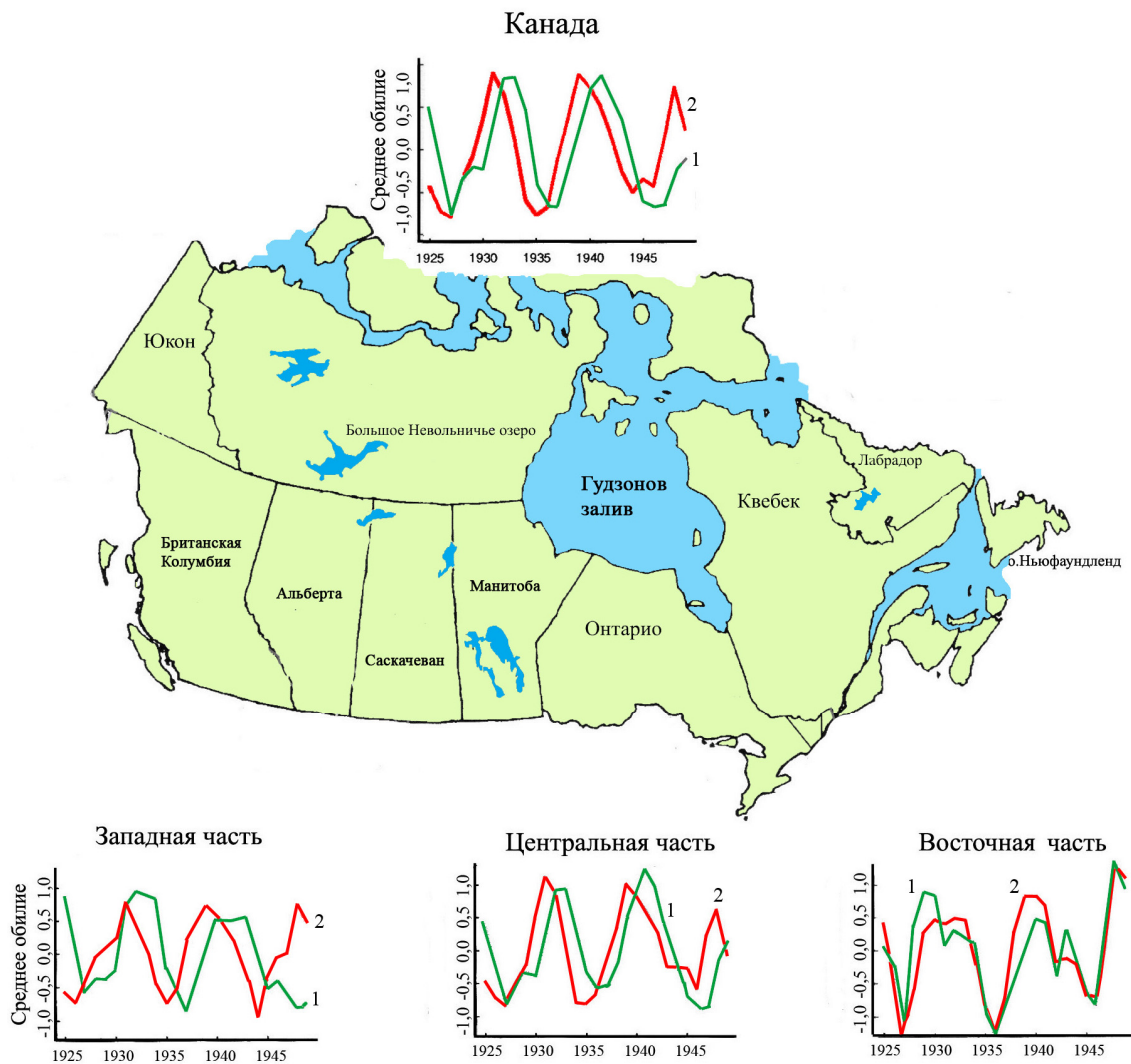


Рис. 71. Динамика численности ондатры (1) и норки (2) в некоторых частях Канады (по: Viljugrein et al., 2001, с сокращениями)

Но, главный враг ондатры среди млекопитающих – это собаки, содержащиеся беспривязно во всех сельских населенных пунктах и на окраинах городов. В ряде мест, особенно возле звероводческих и животноводческих хозяйств с могильниками и свалками, такие животные формируют стаи полудиких собак. Основной ущерб от них – раскапывание и разрушение ондатровых нор практически по всей их длине, как в пределах сельских населенных пунктов, так и в их окрестностях. При этом гибнет молодняк, а иногда и взрослые животные, а оставшиеся в живых лишаются жилищ и убежищ.

По наблюдениям на модельных водоемах флуктуации численности ондатры (после акклиматизационного взрыва) происходят с периодичностью – 8–10 лет (рис. 70). Зафиксировано два подъема численности населения вида, третий пик был отмечен в середине – конце 1990-х годов, но по данным учетов на других водоемах. Тем не менее, мы считаем, что эти данные подтверждают наше предположение о появлении периодических изменений численности у нового вида в местах его акклиматизации. Это еще одно свидетельство завершения адаптации его в новых экосистемах и восстановления видовых особенностей экологии, свойственных ему на родине, в том числе и взаимоотношений с другими компонентами экосистем, в том числе с хищниками. Особенно следует отметить становление согласованности циклических изменений численности ондатры и американской норки. Это позволяет предположить, что существующие у этих североамериканских видов на родине связи в системе «хищник-жертва» восстанавливаются и в местах их совместного обитания на Европейском Севере России.

Енотовидная собака – *Nyctereutes procyonoides* Gray

Интродукция. Распространение. Численность. Естественный ареал енотовидной собаки – Дальний Восток. На Европейском Севере России первых зверей выпустили в 1934 г. близ г. Вышне-го Волочка (ныне Тверская обл.), затем в 1935 г. в 30 км восточнее г. Старой Руссы (Новгородская обл.). В том же, 1935 г., в Мурманскую обл. завезли 30 енотовидных собак и выпустили в нижнем течении р. Умба (Терский р-н). Наконец, в 1936 году в Бокситогорском (бывш. Ефимовском) рай-оне Ленинградской обл. выпустили 50 зверей (Морозов, 1970) (рис. 72).

В южных областях региона расселение нового вида шло весьма успешно, в результате уже в послевоенные годы в Псковской, Новгородской и на юге Ленинградской обл. енотовидных собак добывали в большом количестве. Иначе обстояло дело на севере, где условия обитания зверей близ-ки к экстремальным. Изучение хода адаптации животных к таким условиям особенно интересно. Вот почему в данном издании больше внимания уделено ходу акклиматизации енотовидной собаки именно на севере изучаемого региона.

Итак, енотовидных собак выпускали во всех областях Европейского Севера, за исключением Ка-релии, но и здесь эти животные появились еще в довоенные годы. Первая самка енотовидной собаки была поймана в 1938 г., т. е. уже через 2 года после выпуска зверей в Ленинградской обл., и поймана она была в окрестностях д. Горное Шелтозеро (Прионежский р-н) в 160 км от места выпуска (рис. 72).

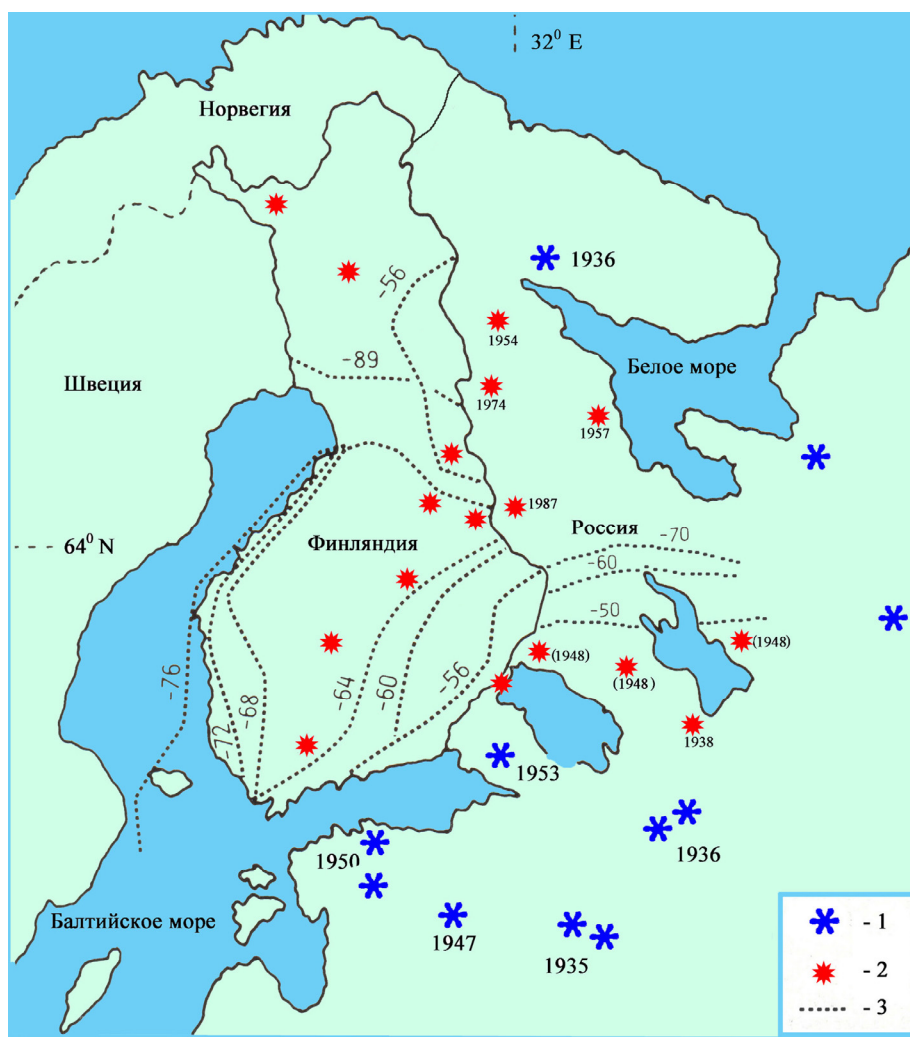


Рис. 72. Расселение енотовидной собаки на Европейском Севере России и в Финляндии: 1 – выпуски животных, 2 – встречи и добычи зверей, 3 – граница распространения в разные годы, цифры – годы (по: Лавров, 1971; Helle, Kauhala, 1987)

Расселение новых зверей продолжалось и в послевоенные годы. А в 1953 г. 82 енотовидных собаки выпустили на Карельском перешейке Ленинградской обл., в 30 км юго-западнее г. Приозерска, т. е. менее чем в 30 км от Карелии. Однако первые звери в республике были добыты в Приладожье (в Лахденпохском и Сортавальском районах) еще в 1948 году (рис. 72). Наиболее вероятно, что еще раньше последнего выпуска звери расселялись из Ленинградской обл. по северо-восточному побережью Ладоги. Добравшись до северо-западного Приладожья енотовидная собака проникла и в Финляндию. Последний же выпуск животных на Карельском перешейке лишь ускорил расселение и рост численности вида в Приладожье и Финляндии. Подтверждение этому находим и в публикациях финских зоологов, которые проводят границу распространения вида в Финляндии в середине 1950-х годов вдоль российско-финляндской границы на удалении от нее на 50–70 км) (Helle, Kauhala, 1987; 1991) (рис. 72).

В те же 1950-е годы (1950–1953) и в Архангельской обл. выпустили 219 енотовидных собак. Зверь довольно быстро расселился по всей области, известны даже их заходы в тундру, но промысловой плотности вид не достиг и в 1960-е годы животные встречались в незначительном количестве только в южных районах области и в дельте Северной Двины (Семенов, 1963).

Как было сказано выше в 1935 г. партия енотовидных собак была выпущена на Кольском п-ове. Однако здесь условия оказались слишком суровы для этих животных и, по заключению Н. П. Лаврова (1946), вскоре они полностью исчезли. В дальнейшем, при оценке результатов интродукции енотовидной собаки на севере это заключение о неудаче опыта, сделанное Н. П. Лавровым, повторялось всеми, кто касался этой темы (Марвин, 1959; Данилов и др., 1979; Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Насимович, 1985).

Известно, однако, несколько случаев добычи енотовидных собак в самых северных районах Карелии – Лоухском, Калевальском и Беломорском, куда эти животные могли попасть только с Кольского п-ова, (такое предположение высказывал еще М. Я. Марвин, 1959). Есть также основание полагать, что появление этих животных и в финской Лапландии, возле границ с Россией, в конце 1930-х – 1940-е годы есть результат расселения зверей, происходящих от животных, выпущенных в Мурманской обл.

Наибольшая численность енотовидной собаки в южных областях региона зарегистрирована в конце 1950-х годов (Морозов, 1970; 1978). Тогда же зверьков добывали и во многих северных районах Карелии и Архангельской обл. Очевидно именно на эти годы и пришлась стадия так называемого акклиматизационного взрыва нового вида на севере.

Биотопическое распределение. Встречи зверей и следов их жизнедеятельности в период активной жизни енотовидной собаки свидетельствуют о явно выраженном предпочтении, отдаваемом видом таким биотопам как побережье водоемов, особенно пойменным участкам рек и низинным берегам озер, заросшим водно-болотной растительностью и кустарниками. Следы животных часто встречаются также на окраинах полей, в перелесках между ними, на зарастающих вырубках, лесных опушках и сенокосах. Сплошных лесных массивов звери избегают. Такое распределение животных, т. е. предпочтение, отдаваемое ими прибрежным и полуоткрытым стациям особенно характерно для нового вида на северном пределе ареала (рис. 73). При этом существенных различий биотопического распределения в разных областях не обнаружено. На юге – в Псковской и Новгородской областях животные чаще встречаются и оставляют следы по окраинам моховых и осоковых болот, в пойменных ивняках. В Ленинградской – на зарастающих вырубках и по окраинам сельскохозяйственных угодий. В Карелии – преимущественно по берегам многочисленных здесь озер и в окрестностях населенных пунктов (Морозов, 1970; Данилов и др., 1979; Данилов, 2005). Такое предпочтение связано, прежде всего, с распределением основных жертв хищника – мелких млекопитающих, водоплавающих птиц, земноводных, насекомых, растительных кормов, особенно ягод, а также хорошими защитными качествами таких биотопов.

А. А. Насимович (1985), сравнивая местообитания енотовидной собаки на ее родине и в местах акклиматизации в северной Европе, отмечает общее сходство типов биотопов, предпочитаемых животными, особенно тяготение их к водоемам.

Динамика численности. Следы енотовидной собаки далеко не ежегодно встречаются в процессе зимних учетов охотничьих животных в северных областях края. Нет и специальных методов учета этого хищника. Однако определенное представление о ходе его численности в прошлом дают данные заго-

товок шкурок зверьков. Обзор заготовок в южных областях, сделанный О. С. Русаковым и И. Л. Тумановым (Данилов и др., 1979) показал, что наибольшее число шкурок енотовидной собаки поступало на заготовительные пункты в конце 1940-х – начале 1950-х, в конце 1950-х, в конце 1960-х и в середине-конце 1970-х годов. На основании этого было высказано предположение, что подъемы и падения численности енотовидной собаки имеют циклический характер с интервалами 7–9 лет.

Мы проанализировали подобные же данные заготовок шкурок в Карелии и хотя масштабы их в тысячу раз меньше, они демонстрируют ту же тенденцию роста в конце каждого десятилетия, в том числе и в конце 1980-х годов (рис. 74). Очевидно, высказанное ранее предположение, что изменение численности енотовидной собаки имеет циклический характер, а их периодичность равна 7–9 годам, вполне справедливо.

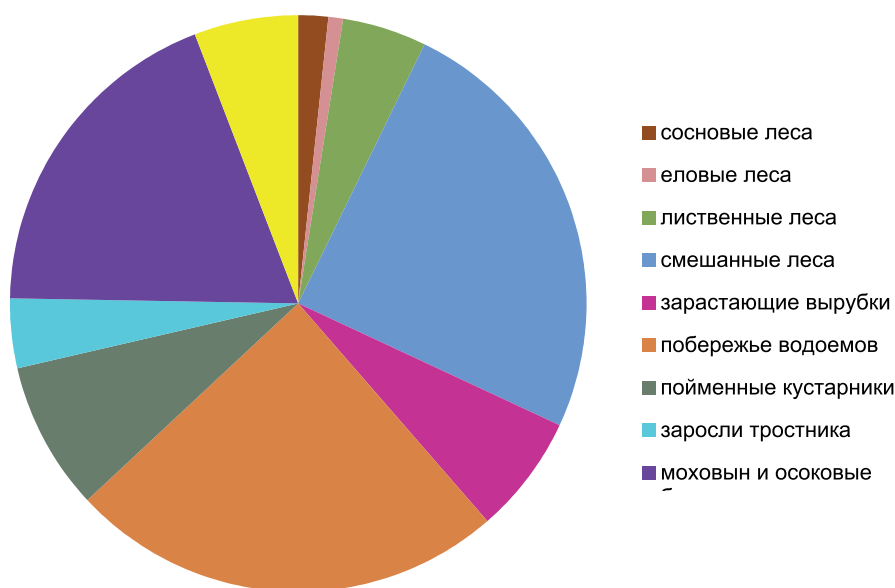


Рис. 73. Биотопическое распределение енотовидной собаки в северо-западных областях России, встреч животных ($n = 122$) (по: Данилов и др., 1979)

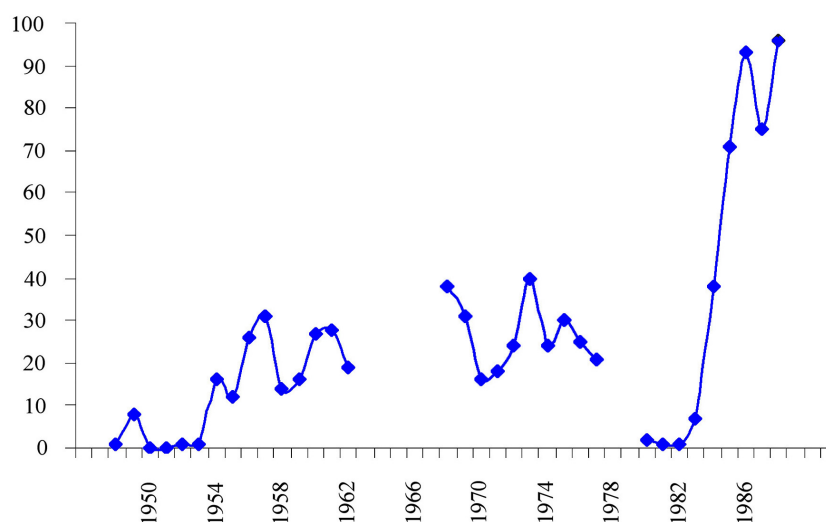


Рис. 74. Заготовки шкур енотовидной собаки в Карелии

Из факторов регулирующих численность вида самым серьезным следует признать суровые климатические условия – низкие температуры, продолжительность зимнего периода, глубокий снеговой покров. Биотические факторы столь существенного значения не имеют.

Из всех представителей семейства Собачьих енотовидная собака наиболее устойчива к заболеваниям. Это стало очевидно, когда в 1970-е годы на Северо-Западе России отмечалось массовое заражение лисиц (до 80 % поголовья) зудневой чесоткой, но, енотовидные собаки, пораженные этой болезнью, встречались единично. Из других болезней у нового вида отмечены паратиф, туберкулез и в редких случаях бешенство, причем последнее только в южных частях ареала.

Американская норка – *Mustela vison* Briss.

Естественный ареал вида в Северной Америке простирается от берегов Северного ледовитого океана до Мексиканского залива и от Тихого океана на западе до Атлантического на востоке.

В Европу американская норка попала как объект звероводства в начале 1920-х годов. В нашу страну первая небольшая партия зверьков, выращенных в неволе, поступила в 1928 г. также для разведения на фермах.

История появления. Распространение. Численность. В недалеком прошлом на большей части Европейского Севера России обитала норка европейская (*Mustela lutreola* L.). Северная граница ее ареала на западе региона – в Карелии почти совпадала с административной границей республики и Мурманской обл. Далее вдоль берега Белого моря она уходила в Архангельскую обл., где вновь по морскому побережью достигала устья Кулоя и Мезени. Отсюда вдоль границы лесной зоны, правобережью р. Сулы рисовалась до Печоры и вниз по ней до ее дельты (68° с.ш.) (Новиков, 1938; Марвин, 1959; Данилов и др., 1973).

В наши дни область распространения европейской норки на севере России значительно сократилась, а в местах ее прежнего обитания в Карелии, а также на значительной части Архангельской, Ленинградской, Новгородской и Псковской областей живет теперь норка американская. Она полностью заменила здесь аборигенный вид (Данилов, 1964; 1969; 1972; 1979; 2005; 2009; Захаров, 1969; Туманов, 1972; 2003; Данилов, Туманов, 1976 а, б) (рис. 75).

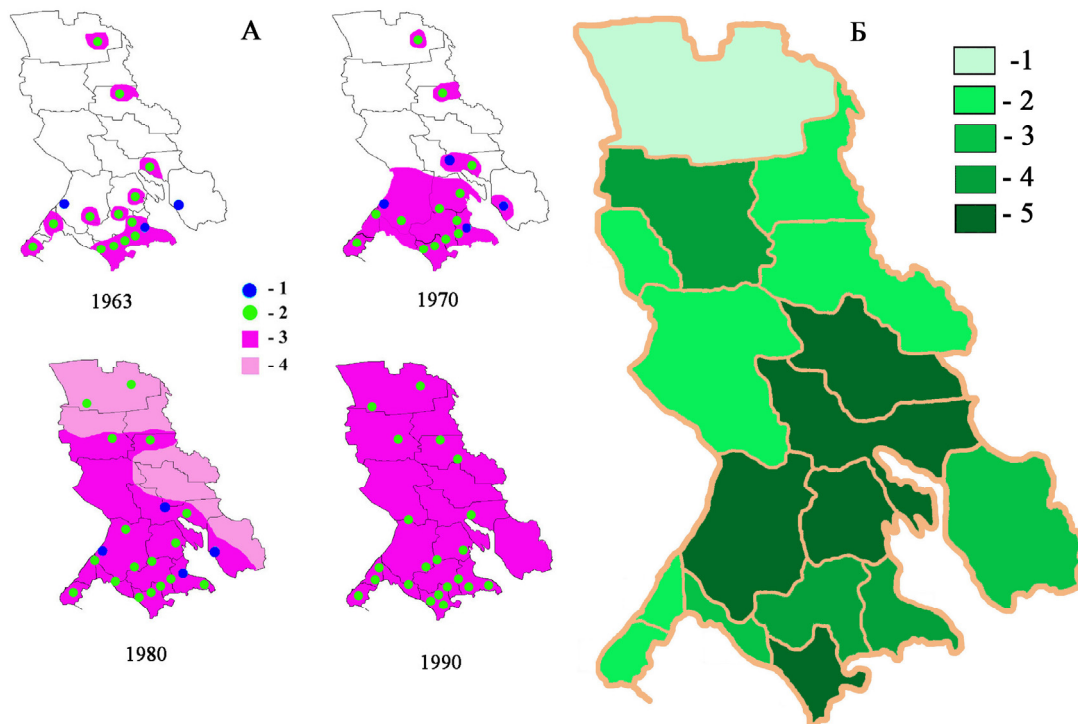


Рис. 75. Расселение (А) и современное распределение (Б) американской норки в Карелии; А: 1 – места выпусков; 2 – звероводческие фермы; 3 – районы постоянного обитания; 4 – встречи животных редки. Б: 1 – 2,0 и менее; 2 – 2,1-3,0; 3 – 3,1-4,0; 4 – 4,1-5,0; 5 – 5,1 и более следов на 10 км береговой линии

Интродукция американской норки на Европейском Севере России началась в 1934 г., когда в окрестностях Петрозаводска в реки Шапша и Машезерка было выпущено 45 зверьков (Марвин, 1946). Вслед за тем в 1935–1936 гг. в Терском р-не Мурманской обл. в притоки р. Оленицы – Удебный и Майручей было выпущено 83 норки, взятые из Кольского зверосовхоза. Много лет спустя, в 1957 г. и в Архангельской обл. (Плесецкий р-н) выпустили 44 зверька (Павлов, Корсакова, 1973).

После довольно значительного перерыва работы по интродукции американской норки возобновились, но только в Карелии, где в 1962 г. в реки Соан и Вельякан (Суоярвский р-н) выпустили 64 зверька, в 1963 г. 73 норки расселили по р. Шалице (Пудожский р-н) и, наконец, в 1965 г. 145 норки по берегам рек Кягма, Урокса (Сегежский р-н) и Вичка (Медвежьегорский р-н) (Данилов, 1969; 1972) (рис. 75а).

Однако к тому времени значительная часть территории Карелии, а также Мурманской и Ленинградской обл. уже была заселена американской норкой (Данилов, 1964; 1969; 1972; Геллер, 1967; Захаров, 1969; Туманов, 1970) и необходимости в этих выпусках не было.

Исследования, выполненные в Карелии (Данилов, 1964; 1969; 1972; 1992; 2005), и на смежных территориях – в Мурманской (Захаров, 1969) и Ленинградской областях (Новиков, 1970; Туманов, 1972; 1996; 2003а; Иванов, Туманов, 1974) убедительно показали, что основными источниками акклиматизации нового вида стали не те немногочисленные зверьки, выпущенные в природу в 1930-е и последующие годы, а звероводческие хозяйства.

Ориентировочный подсчет норок, убежавших со звероферм, сделанный на примере Карелии, дает некоторое представление о масштабах этой интродукции. Всего в природу за 1950–1980-е годы здесь попало не менее 10000 зверьков (20 звероферм, разводившие норки, существовали в Карелии 30 лет, ежегодно из каждого зверосовхоза убегало от 10 до 20 норок). Со середины 1980-х годов началась деградация звероводства во всех северных областях России, особенно сокращалось разведение норок. Соответственно, и приток в природу зверьков сократился или прекратился вовсе (Данилов, 1972; Danilov, 1992).

Аналогичен был процесс появления и акклиматизации американской норки во всех странах Северной Европы: в Финляндии, Норвегии, Швеции, Дании, Исландии (Tenovu, 1963; Pedersen, 1964; Westman, 1966; Gerell, 1968, 1971; Cleeland, 1970). Там выпусков норки не проводилось, но широко практиковалось их разведение на фермах, которое началось значительно раньше чем в России. В результате вид широко распространился, местами достигает высокой плотности, и стал одним из главных врагов дичи в прибрежных биоценозах. В некоторых из этих стран разрешено уничтожение американской норки в течение круглого года.

В настоящее время процесс акклиматизации американской норки на большей части ее нового ареала можно считать завершенным. Вид прочно вошел в состав прибрежных биоценозов Старого Света, вытеснив и заместив при этом аборигенную европейскую норку на значительной части ее ареала.

Успех акклиматизации американской норки на Европейском Севере объясняется на наш взгляд, несколькими причинами.

1. На протяжении более 50-ти лет в природу постоянно попадали животные из звероводческих хозяйств, пополняя тем самым естественные популяции.

2. Американская норка вид более экологически пластичный. Она заселила весь Кольский п-ов, где никогда не было европейской норки. Новый вид обладает рядом физических (более крупные размеры) и физиологически (диапауза в развитии зародышей) преимуществ перед европейским сородичем.

3. Начальная стадия акклиматизации нового вида совпала с периодом глубокой депрессии численности аборигенного, что было вызвано его перепромыслом в 1930-е годы на всем Европейском севере (Siivonen, 1956; 1972; Новиков, 1970; Данилов, 1969; 1972; Туманов, Терновский, 1972; Данилов, Туманов, 1976).

4. Определенную роль, очевидно, играет и непродуктивное скрещивание видов, когда более крупные самцы американской норки спариваются с самками европейской. Однако даже, если при скрещивании и происходит оплодотворение, зародыши погибают и резорбируются. Такое явление было неоднократно зарегистрировано Д. В. Терновским (1977).

5. Заслуживает особенного внимания предположение Д. В. Скуматова (2005) о возможном заражении аборигенных зверьков алеутской болезнью, которая для американской норки, обитающей в природе, и на родине и в Старом свете, является фактором естественным.

Распределение американской норки в северных областях Европейской части России неравномерно и определяется их природными условиями. Так, по данным специального учета норки в Карелии, численность ее на севере республики колеблется от 1,5 до 3 экз. на 10 км береговой линии водоемов. На юге она почти вдвое выше – 4–6 экз. (рис. 75б).

Биотопическое распределение. К типичным станциям этого зверька следует отнести лесные ручьи и речки с незамерзающими участками – порогами и перекатами, с невысокими, но сухими и захламленными берегами. На крупных реках она селится редко и встречается преимущественно в местах впадения в них мелких притоков, ручьев, мелиоративных каналов (рис. 76).

В отличие от аборигенного вида американская норка не избегает, а даже предпочитает селиться на озерах. Другая особенность биотопического распределения, отличающая новый вид от европейской норки, это частое поселение американской норки близ человеческого жилья. Возможно, что такое поведение является также следствием domestikации американской норки, продолжающейся уже более 100 лет (Данилов, 1974а; Ильина и др., 2009).

Такое поведение особенно характерно для зверьков в первое время после побега со звероферм. Они довольно долго держатся в пределах или на окраинах населенных пунктов. В известной мере это объясняется отсутствием у беглецов опыта самостоятельного добывания пищи, а также высокой численностью синантропных грызунов возле человеческого жилья, а иногда и присутствием домашней птицы в некоторых дворах. Однако подобный синантропизм хищника прослеживается и у потомков беглецов многих поколений.

Изучение распределения норки по угольям в значительном удалении от источников ее акклиматизации – зверосовхозов – также показало хорошо выраженную приуроченность ее обитания к населенным пунктам. Так из 16 норок, отловленных для мечения на одном из стационаров в Карелии (на площади 1500 га) 6 (37,5 %) поймано в деревне под жилыми и нежилыми домами и другими постройками, при этом одних и тех же зверьков ловили на одном месте по 2–5 раз.

Вблизи населенных пунктов, при отсутствии промысла, наблюдается и повышенная плотность животных. На уже упомянутом опытном участке обитало 11 зверьков, а на подобной же территории, но в значительном удалении от населенных пунктов – всего 7 (учет проводился по индивидуальным участкам). Другой пример – в процессе учета норки



Рис. 76. Следы охоты американской норки
(фото: П.И. Данилова)

в Суоярвском р-не в окрестностях пос. Тойвола на участке р. Тарасйоки в 6 км мы зарегистрировали 7 норок. В 30 км вверх по реке численность зверьков была почти в три раза меньше (0,3–0,4 экз. на 1 км береговой линии) (Данилов, 2009).

Нередки также случаи встреч и добычи американских норок в довольно крупных городах – Вологде, Петрозаводске, Приозерске, Кондопоге, Беломорске, Сортавале и даже на окраинах Петербурга.

Динамика численности. Наблюдения за состоянием населения американской норки на модельных водоемах в Карелии позволяют, хотя и со значительной долей условности, говорить о 7–10-летней периодичности колебаний численности, при этом их размах по годам не превышает 2–3 крат.

В Ленинградской обл., по данным И. Л. Туманова (2003), подъемы и спады численности американской норки происходили с интервалом 5–6 лет, а размах колебаний также не превышал трехкратной величины (рис. 77).

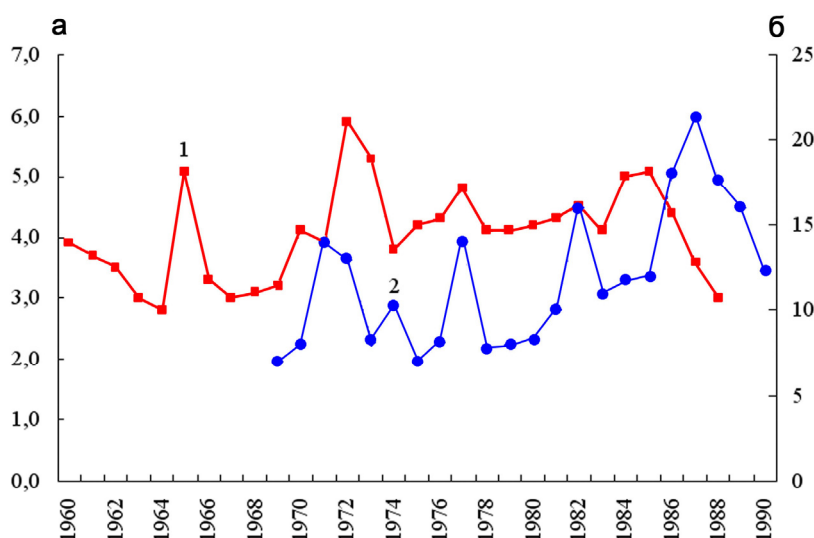


Рис. 77. Изменение численности американской норки в южной Карелии (1), экз. на 10 км береговой линии (по: Данилов, 2005) и в Ленинградской обл. (2), экз. на 10 тыс. га (по: Туманов, 2003). По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – экз. на 10 км, по оси ординат б – экз. на 10 тыс. га

В недалеком прошлом шкурки норок занимали в балансе пушных заготовок северных областей довольно значительное место. Так, только в Карелии в отдельные годы добывали по 10–11 тыс. норок. Однако, ни добыча, ни закупка шкурок зверьков в настоящее время не регламентируется никакими государственными организациями. Сохранилось лишь значение этого вида как объекта любительской охоты с лайками, которая постепенно восстанавливает свою популярность даже среди городских охотников.

ЛИТЕРАТУРА

Альтшуль М. П. 1963а. Акклиматизация, распространение и численность ондатры в северо-западных областях РСФСР // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Сборник научных статей. Вып. 2. С. 3–41.

Альтшуль М. П. 1963б. Биология ондатры на Северо-Западе РСФСР и факторы, определяющие ее численность // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Сборник научных статей. Вып. 2. Л. С. 42–98.

Альтшуль М. П. 1965. Рациональные сроки и способы промысла ондатры в Северо-Западных областях РСФСР // Проблемы ондатроводства. – М.

Альтшуль М. П. 1970. Ондатра // Охотничьи звери и их промысел. – М.: «Лесная промышленность». С. 113–125.

Белкин В. В. 1978. Биотопическое распределение зайца-беляка в Карелии // Оперативно-информационные материалы. Комплексные исследования биоресурсов Карелии. Петрозаводск. С. 6–9.

- Белкин В. В. 1979. К экологии зайца-беляка в Карелии // Проблемы рационального использования биологических ресурсов севера. Сыктывкар. С. 77–78.
- Белкин В. В. 1982. Биология, состояние запасов и хозяйственное использование зайца-беляка в Карелии: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Свердловск, 22 с.
- Белкин В. В. 1983. Экологическая структура популяции зайца-беляка в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 132–139.
- Белкин В. В. 2009. Материалы к динамике численности зайца-беляка на Европейском Севере России // XXIX Международный конгресс биологов-охотоведов, 17–22 августа 2009 г. Сборник тезисов. М. С. 90, 91 (русс., англ.).
- Белкин В. В. 2010. Биологические предпосылки освоения ресурсов зайца-беляка на Европейском Севере России // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Самара. Т. 12, № 1 (5). С. 1267–1270.
- Бибииков Д. И. 1980. Волк и человек: состояние проблемы // Поведение волка (сб. науч. трудов). М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 30–38.
- Бибииков Д. И., Приклонский С. Г., Филимонов А. Н. 1985. Управление популяциями // Волк. М.: «Наука». С. 562–571.
- Битрих А. А. 1926. Охота и пушной промысел в лесах нашего Севера // Лесной журнал.
- Благовещенский С. И. 1912. Охотничий промысел в Олонецкой губернии // Памятная книжка Олонецкой губернии на 1912 год. Петрозаводск. С. 51–84.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. 1965. Определитель млекопитающих СССР. М. 382 с.
- Борисов Б. П. 2007. Бобр // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. Вып. 8. М. С. 92–97.
- Бутурлин С. А. 1928. Лоси. М.-Л., 67 с.
- Вайсфельд М. А. 1993. Бурый медведь. Северо-Восток Европейской территории России // Медведи. М.: «Наука». С. 37–51.
- Варнаков А. 1978. Какому лесу нужен кабан? // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 4–5.
- Верещагин Н. К. 1972. Сколько же бурых медведей в СССР // Охота и охотничье хозяйство. № 11. С. 20–21.
- Верещагин Н. К. 1979. Глава – Копытные звери Северо-Запада России в четвертичном периоде // Копытные Северо-Запада СССР. Л. С. 5–62.
- Верещагин Н. К., Кузьмина И., Макарова О. А. 1995. К вопросу о формировании ареала лося на Кольском полуострове // 1 Международное мамонтовое совещание. «цитология», т. 37, № 7. СПб. С. 716.
- Верещагин Н. К., Русаков О. С. 1979. Копытные Северо-Запада СССР. Л. 309 с.
- Владимирская М. И. 1964. Какие животные водятся на Кольской земле // Природа Мурманской области. Мурманск.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. 1961. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк. Т. 1. 776 с.
- Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б., Слудский А. А., Чиркова А. Ф., Банников А. Г. 1967. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2, ч. 1. М. 1003 с.
- Гептнер В. Г., Слудский А. А. 1972. Млекопитающие Советского Союза. Хищные: Гиены и кошки. Т. 2, ч. 2. М.: «Высш. шк.», 551 с.
- Герасимов Ю. А. 1953. Зудневая чесотка диких лисиц // Тр. ВНИО. М. Вып. 13. С. 116–134.
- Граков Н. Н. 1981. Лесная куница. М.: «Наука». 108 с.
- Гревцев В. И. 2003. Бобр // Состояние ресурсов охотничьих животных. Учеты и современное состояние ресурсов охотничьих животных. Киров. С. 80–85.
- Громов Н. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чапский К. К. 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 2. М.-Л. 1082 с.
- Груздев В. В. 1974. Ландшафт и заяц-беляк // Охота и охотничье хозяйство. № 8. С. 16–17.
- Губарь Ю. П. 2007. Волк // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. М. С. 84–88.
- Губарь Ю. П., Мошева Т. С. 2007. Рысь // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. М. С. 129–133.
- Гурина Н. Н. 1956. Оленеостровский могильник. М.-Л.: Изд. АН СССР. 431 с.
- Гурина Н. Н. 1997. История культуры древнего населения Кольского полуострова. СПб. 233 с.
- Данилкин А. А. 1999. Оленьи. М.: «ГЕОС». 552 с.
- Данилкин А. А. 2002. Свиные. М.: «ГЕОС». 309 с.
- Данилов П. И. 1962. Итоги обследования бобровых поселений средней и южной Карелии // Научн. конф. по итогам работ Института биологии Кар. фил. АН СССР за 1961 г. Петрозаводск. С. 133–134.

- Данилов П. И. 1964. Некоторые итоги акклиматизации американской норки в Карелии // Научн. конфер. по итогам работ Ин-та биол. Карельск. фил. АН СССР за 1963 г. Петрозаводск. С. 104–105.
- Данилов П. И. 1968. Сравнительно-экологическая характеристика семейства куньих в Карелии // Конфер. молодых биологов Карелии. Петрозаводск.
- Данилов П. И. 1969. Акклиматизация и некоторые черты экологии американской норки в Карелии // Вопросы экологии и биоценологии. Вып. 9. Л. С. 148–158.
- Данилов П. И. 1969б. Биология выдры в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 157–166.
- Данилов П. И. 1970. Роль речного бобра в биоценозе // Средообразующая деятельность животных. М. С. 82–83.
- Данилов П. И. 1972. Звероводческие хозяйства как источники акклиматизации американской норки в Карелии // Уч. зап. ПГУ. Т. 19, вып. 5. Петрозаводск. С. 129–138.
- Данилов П. И. 1972а. Акклиматизация и некоторые черты экологии канадского бобра в Карелии // Экология. Вып. 5. С. 102–104.
- Данилов П. И. 1974. О возможном влиянии domestikации на экологию и поведение американской норки в процессе ее естественной акклиматизации // Биология и патология пушных зверей. Петрозаводск. С. 94–96.
- Данилов П. И. 1974. Появление кабана и косули в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 158–160.
- Данилов П. И. 1975. Состояние резервата канадских бобров в Карельской АССР и его перспективы // Труды Воронежского государств. заповедника. Воронеж. Т. 1, вып. 21. С. 105–113.
- Данилов П. И. 1976. К истории распространения бобра в Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 113–118.
- Данилов П. И. 1979. Новоселы карельских лесов. Петрозаводск: «Карелия». 88 с.
- Данилов П. И. 1981. Роль крупных хищников в биоценозах и охотничьем хозяйстве // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 120–135.
- Данилов П. И. 1983. Ресурсы охотничьей фауны Карелии, их динамика и использование // Биологические ресурсы Карелии. Петрозаводск. С. 94–110.
- Данилов П. И. 1986. Глава VI. Популяционная динамика // Биология и использование лося. М.: «Наука». С. 87–104.
- Данилов П. И. 1988. Демография бурого медведя в СССР // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 138–154.
- Данилов П. И. 1993. Бурый медведь на Северо-Западе России и охота на него // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. Ч. 1. М. С. 75–76.
- Данилов П. И. 1994. Экологические основы охраны и рационального использования крупных хищников Северо-Запада России // Дисс... докт. биол. наук. в форме научн. доклада. М. 69 с.
- Данилов П. И. 2003. Исторический обзор фауны охотничьих зверей и их исследований в Карелии // Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана. Материалы международной конференции. Петрозаводск. С. 38–45.
- Данилов П. И. 2005. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: «Наука». 340 с.
- Данилов П. И. 2009. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 305 с.
- Данилов П. И., Андреев В. А., Марковский В. А. 1972. Состояние популяций канадского (*Castor canadensis* Kuhl.) и европейского (*Castor fiber* L.) бобров в Карелии (научный отчет по теме). Петрозаводск. 112 с. Рукопись. Архив КарНЦ РАН. Петрозаводск.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Блюдник Л. В., Якимов А. В., Каньшиев В. Я., Медведев Н. В., Федоров Ф. В., Линден Х., Хелле П., Викман М., Курхинен Ю. 2003. Млекопитающие // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск. С. 135–139.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Каньшиев В. Я., Фёдоров Ф. В., Тирронен К. Ф., Панченко Д. В. 2007. Ресурсные виды охотничьих зверей Карелии – распределение, численность, использование // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Матер. межд. научн.-практ. конференции, посвященной 85-летию ВНИИОЗ (22–25 мая 2007 г.). Киров. С. 104–106.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Николаевский А. А. 1985. Методические рекомендации по организации и проведению учета бурого медведя // Ротапринт. Карельск. филиал АН СССР. Петрозаводск, 14 с.
- Данилов П. И., Блюдник Л. В., Каньшиев В. Я., Белкин В. В., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф., Востряков К. В., Марковский В. А. 2006. Численность и распределение охотничьих животных в Карело-Мурманском крае в 2005 году. Петрозаводск. 35 с.

- Данилов П. И., Гурский И. Г., Кудактин А. Н. 1985. Глава – «Размножение» // Волк. М.: «Наука». С. 378–389.
- Данилов П. И., Ивантер Э. В. 1967. Лесная куница в Карелии // Уч. зап. ПГУ. Т. 15, вып. 4. Петрозаводск. С. 179–197.
- Данилов П. И., Ивантер Э. В. 1979. Итоги акклиматизации ондатры в Карелии // Проблемы ондатроводства. Киров. С. 235–237.
- Данилов П. И., Ивантер Э. В., Белкин В. В., Каньшиев В. Я., Марковский В. А., Блюдник Л. В., Якимов А. В. 1998. Динамика популяций охотничьих животных Карелии // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы (Материалы 2 международного симпозиума). Петрозаводск: Изд. КНЦ РАН. С. 5–13.
- Данилов П. И., Ивантер Э. В., Белкин В. В., Николаевский А. А. 1978. Изменение численности охотничьих животных в Карелии по материалам зимних маршрутных учетов // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 128–159.
- Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Фёдоров Ф. В. 2007. Речные бобры Европейского Севера России. М.: «Наука». 200 с.
- Данилов П. И., Марковский В. А. 1998. Сезонное распределение лося в Карелии. Пути охраны и восстановления численности // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы (Материалы международного симпозиума). Петрозаводск: Изд. КНЦ РАН. С. 48–52.
- Данилов П. И., Новиков Г. А., Тимофеева Е. Ж., Иванов П. Д. 1973. Современное распространение некоторых видов зверей на Северо-Западе Европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отдел. биол. Т. 78, вып. 5. С. 5–21.
- Данилов П. И., Панченко Д. В., Белкин В. В., Тирронен К. Ф. 2008. Роль вырубок в жизни охотничьих зверей на Европейском Севере России // Журнал фундаментальных и прикладных исследований «Естественные науки», № 3 (24). С. 16–20.
- Данилов П. И., Русаков О. С. 1969. Особенности экологии черного хоря в Северо-Западных областях Европейской части СССР // Зоол. журн. Т. 48, вып. 9. С. 1383–1393.
- Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. 1979. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: «Наука», 164 с.
- Данилов П. И., Русаков О. С. 1972. Экология и промысел черного хоря в Северо-западных областях Европейской части СССР // Труды ВНИИОЗ. Вып. 24. Киров.
- Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. 1993. Бурый медведь. Северо-Запад Европейской территории России // Медведи. М. С. 21–37.
- Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л., Белкин В. В., Макарова О. А. 2003. Рысь Евразии: эколого-географическая характеристика по регионам. Северо-Запад России // Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. М.: «Наука». С. 31–52.
- Данилов П. И., Троицкий Г. А. 1969. Некоторые данные по расселению и экологии речного бобра в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 132–136.
- Данилов П. И., Туманов И. Л. 1976. Куньи Северо-запада СССР. Л.: «Наука», 256 стр.
- Данилов П. И., Туманов И. Л. 1976б. Экология европейской и американской норки на Северо-западе СССР // Экология птиц и млекопитающих Северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 118–144.
- Данилов П. И., Хелле П., Белкин В. В., Викман М., Ермолаев В. Т., Якимов А. В., Блюдник Л. В., Каньшиев В. Я., Федоров Ф. В. 2002. Распределение и численность охотничьих зверей и тетеревиных птиц в Восточной Финляндии. Петрозаводск. 20 с. (на русском и английском языках).
- Дежкин В. В. 1970. Роль речного бобра в поймах // Средообразующая деятельность животных (Материалы к совещанию 17–18 декабря 1970 г.). М. С. 80–81.
- Дежкин В. В., Дьяков Ю. В., Сафонов В. Г. 1986. Бобр. М.: Агропромиздат, 255 с.
- Дребенцов В. С. 1959. Животный мир Мурманской области. Мурманск. 100 с.
- Жульников А. М. 2006. Петроглифы Карелии: Образ мира и миры образов. Петрозаводск: «Скандинавия». 224 с.
- Заикин А. Г. 1959. Бобры в Ленинградской области // Охота и охотничье хозяйство. № 6. С. 23.
- Захаров Р. С. 1969. Зимний маршрутный учет охотничьих животных в Мурманской области // Учеты охотничьих животных на больших территориях. Пууцино.
- Иванов И. М., Петров Ф. И. 1938. Растительный и животный мир Архангельской и Вологодской областей. Краткий очерк. Архангельск, 91 с.
- Иванов П. Д. 1962. Кабаны под Ленинградом // Наша охота. Л. Вып. 2. С. 445–447.
- Иванов П. Д. 1970. Волк // Охотничьи звери и их промысел. М.: «Лесная промышленность». С. 68–71.
- Иванов П. Д. 1975. Канадский бобр на Карельском перешейке Ленинградской области // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Воронеж. Т. 1, вып. 21. С. 114–120.

- Иванов П. Д., Русаков О. С. 1970. Кабан // Охотничьи звери и их промысел. Л. С. 156–159.
- Иванов П. Д., Туманов И. Л. 1974. Американская норка в Ленинградской области // Сб. научно-техн. информации ВНИИОЗ. Киров. Т. 42.
- Ивантер Э. В. 1965. Состояние запасов и причины снижения численности ондатры в Карельской АССР // Проблемы ондатроводства. М.
- Ивантер Э. В. 1969. Заяц-беляк в Карельской АССР // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 137–156.
- Ивантер Э. В. 1969б. Материалы по биологии и численности лисицы в Карельской АССР // Учен. зап. Петрозаводск. ун-та. Т. 17. Вып. 4. С. 196–211.
- Ивантер Э. В. 1971. К экологии белки в Карелии // Вопросы звероводства. Петрозаводск. С. 139–160.
- Ивантер Э. В. 1973. К изучению барсука на северном пределе ареала // Тр. Гос. заповедника «Кивач». Петрозаводск. Вып. 2. С. 164–173.
- Ивантер Э. В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: «Наука», 318 с.
- Ивантер Э. В., Лобкова М. П. 1966. Питание белки в Карелии и значение кормового фактора в изменениях ее численности // Вопросы растениеводства и животноводства Карелии. Петрозаводск. С. 100–108.
- Ильина Т. Н., Данилов П. И., Илюха В. А. 2009. Некоторые физиологические, биохимические и этологические особенности американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777), сформировавшиеся в процессе её естественной фeralизации в биоценозе Карелии // Информационный вестник ВОГиС. Т. 13, № 3. С. 588–597.
- Исаков Ю. А. 1939. Материалы по фауне млекопитающих средней и северной Карелии // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 48. Вып. 2–3. С. 37–50.
- Каньшиев В. Я., Никаноров А. С. 1988. Ресурсы канадского и европейского бобров (*Castor canadensis*, *C. fiber*) на Северо-Западе СССР и их хозяйственное использование // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, С. 123–130.
- Кеппен Ф. П. 1882. Письмо в редакцию // Природа и охота. № 11. С. 104–106.
- Кесслер К. Ф. 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края преимущественно в зоологическом отношении // Прилож. к Тр. 1-го съезда русск. естествоиспыт. СПб. 114 с.
- Кириков С. В. 1960. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII – XIX вв.). Лесная зона и лесотундра. М. 156 с.
- Когтева Е. З., Морозов В. Ф. 1972. К экологии зайца-беляка на северо-западе РСФСР // Тр. ВНИИОЗ. Вып. 24. С. 148–161.
- Когтева Е. З., Морозов В. Ф. 1972б. Состояние популяции лисицы и ее промысловое использование на Северо-Западе РСФСР // Тр. ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства. М. Вып. 24. С. 170–181.
- Колосов А. В., Лавров Н. П., Наумов С. П. 1965. Биология промысловых зверей СССР. М. 510 с.
- Кончиц А. М. 1935. Качественное и количественное состояние охотничье-промысловой фауны Центрального лесного заповедника // Тр. Центрального лесного заповедника. Смоленск. Вып. I. С. 127–148.
- Кончиц А. М. 1937. Динамика годичных изменений численности охотничье-промысловой фауны Центрально-лесного заповедника // Тр. Центрально-лесного заповедн. Смоленск. Вып. 2. С. 45–67.
- Копач А., Аспи Й., Койола И. 2007. Экология и генетика бурого медведя в Финляндии // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Мат. IV Межд. симп. Петрозаводск. С. 96–99.
- Кулагин Н. М. 1932. Лоси СССР. Л. 120 с.
- Куприянов Г. Н. 1972. От Баренцева моря до Ладоги. Л. Лениздат. 376 с.
- Кутепов Н. 1911. Императорская охота на Руси. Конец 18 и 19 век. СПб. Т. 5. 291 с.
- Лавров Н. П. 1935. К биологии обычного хоря (*Putorius putorius* L.) // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 44, вып. 7–8. С. 362–372.
- Лавров Н. П. 1946. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР. М. 219 с.
- Лавров Н. П. 1957. Акклиматизация ондатры в СССР. М. Изд. Центросоюза. 532 с.
- Лавров Н. П. 1975. Динамика ареала и численность бурого медведя в центральных и восточных областях Европейской части СССР за последние 40 лет // Тр. ВНИИОЗ. Вып. 25. С. 58–111.
- Лебле Б. Б. 1965. Охотничьи звери и птицы Севера. Архангельск. 136 с.
- Линнел Дж. Д. С., Одден Дж., Маттиссон Дж. 2008. Пир или город в Арктике? – раскрыты тайны самой северной популяции рыси // БАРЕНЦуотч. Крупные хищники в Баренцевом регионе. С. 14–15.
- Лихачев Г. Н. 1999. Открытие века на Канозере // Живая Арктика. Апатиты. № 3–4. С. 16–18.
- Лобачев В. С., Честин И. Е., Губарь Ю. П. 1991. Численность бурого медведя в СССР // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев. С. 145–158.
- Ломанов И. К., Ломанова Н. В. 2004. Лось // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000–2003 гг. М., вып. 6. С. 12–22.

- Макарова О., Хоздов А. 2008. Состояние популяций бурого медведя в Мурманской области // БАРЕНЦУотч. Крупные хищники в Баренцевом регионе. С. 25.
- Макарова О. А. 1984. Изменения в фауне копытных и хищных зверей Кольского полуострова за последнее столетие // Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск. С. 12–20.
- Макарова О. А. 2008. Лось Мурманской области (состояние популяции в начале XXI века) // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Якутск. С. 76–78.
- Макарова О. А., Хохлов А. М. 1990. Рысь // Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. Мурманск. С. 102–103.
- Марвин М. Я. 1946. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР. М. Заготиздат.
- Марвин М. Я. 1959. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск, 238 с.
- Мирутенко В. С. 2007. Косули (*Capreolus capreolus* L., 1758, *C. pygargus* Pall., 1771) // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. М. С. 28–32.
- Молочаев А. В. 2004. Заяц-беляк // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000–2003 гг. М. С. 116–117.
- Молочаев А. В. 2007. Заяц-беляк. Заяц-русак // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. М. С. 112–116.
- Морозов В. Ф. 1970. Енотовидная собака // Охотничьи звери и их промысел. М. С. 78–84.
- Морозов В. Ф. 1970. Лесная куница // Охотничьи звери и их промысел. М. С. 30–41.
- Мошева Т. С., Молочаев А. В., Наумова А. А. 2000. Заяц-беляк // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. М. С. 91–92.
- Лавров Н. П. 1929. Географическое распространение, биология и хозяйственное значение косули в СССР // Тр. по лесному опытному делу. Вып. VI. М. С. 49–82.
- Насимович А. А. 1948. Экология лисицы в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского заповедн. М. Вып. 3. С. 39–79.
- Насимович А. А. 1985. Енотовидная собака // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: «Наука». С. 116–145.
- Наумов С. П. 1939. Колебания численности у зайцев // Вопр. экол. и биоценол. Изд. ЛГУ. С. 40–82.
- Наумов С. П. 1947. Экология зайца-беляка. М., 207 с.
- Наумов С. П., Лавров Н. П. 1941. Основы биологии промысловых зверей СССР. М. 348 с.
- Новиков Г. А. 1938. Европейская норка. Л. 178 с.
- Новиков Г. А. 1970. Отряд зайцеобразные // Звери Ленинградской области. Л. С. 84–105.
- Новиков Г. А. 1970. Отряд хищные // Звери Ленинградской области (Фауна, экология и практ. значение). Л. С. 178–266.
- Новиков Г. А., Айрапетьянц А. Э., Пукинский Ю. Б., Стрелков П. П., Тимофеева Е. К. 1970. Звери Ленинградской области. Л. 359 с.
- Новиков Г. А., Айрапетьянц А. Э., Пукинский Ю. Б., Тимофеева Е. К., Фокин И. М. 1969. Некоторые особенности популяции бурых медведей Ленинградской области // Зоол. журн. Т. 48, вып. 6. С. 885–899.
- Новиков Г. А., Тимофеева Е. К. 1965. К экологии зайца-беляка на северо-востоке Ленинградской области // Охотничье-промысловые звери. Вып. 1. М. С. 178–196.
- Новиков Г. А. 1956. Еловые леса как среда обитания млекопитающих и птиц // роль животных в жизни леса. М. С. 3–180.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. 1948. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского заповедника. Вып. 2. М. С. 91–162.
- Овсянников Н. Г., Бибииков Д. И. 1989. Экологический подход к проблеме волка // Экология, поведение и управление популяциями волка. Сб. науч. тр. М. С. 115–130.
- Озерецковский Н. Я. 1792. Путешествия по озерам Ладожскому и Онежскому. – СПб.
- Павлов М. П., Корсакова И. Б., Тимофеев В. В., Сафонов В. Г. 1973. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров. 536 с.
- Пажетнов В. С. 1993. Экологические основы охраны и управления популяциями бурого медведя центральной части Европейской России: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. М. 48 с.
- Паровщиков В. Я. 1959. Изменения ареалов и новые данные о границах распространения некоторых млекопитающих севера европейской части СССР // География населения наземных животных и методы его изучения. М.
- Плеске Ф. Д. 1887. Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова. СПб. 538 с.
- Плешак Т., Миняев А. 1986. Кабан в Архангельской области. // Охота и охотн. хозяйство. № 7. С. 14–15.
- Поляков И. С. 1871. Зоогеографическая поездка в Олонецкую губернию // Изв. Русск. географ. о-ва. Т. VII. Вып. 3. С. 125–130.

- Поляков И. С. 1991. Путешествие по Онежской губернии. Петрозаводск: «Карелия». 216 с.
- Порчинский И. 1872. О фауне позвоночных Гдовского уезда Петербургской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоисп. Т. II. С. 371–402.
- Русаков О. С. 1965. Полезные звери и птицы // Защита растений от вредителей и болезней. Вып. 2 С. 36–37.
- Русаков О. С. 1969. Распространение, ресурсы и хозяйственное использование копытных в северо-западных областях европейской части СССР // Вопросы повышения продуктивности охотничьих угодий. М. С. 149–169.
- Русаков О. С. 1972. Динамика численности и ареал кабана в северо-западных областях европейской части СССР // Материалы конф. Всесоюз. научн.-исслед. ин-та охотн. звероводства. Вопросы экологии. Киров. Ч. II. С. 123–126.
- Русаков О. С. 1979. Современное состояние природных ресурсов, экология и вопросы хозяйственного использования копытных Северо-Запада СССР // Копытные Северо-Запада СССР. Л. С. 63–293.
- Русаков О. С., Тимофеева Е. К. 1984. Кабан. Л.: Изд-во ЛГУ. 207 с.
- Рыков А. М. 2007. Динамика численности охотничьих зверей в Пинежском заповеднике (Архангельская обл.) // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Мат. IV Межд. симп. Петрозаводск. С. 145–156.
- Сабанеев Л. П. 1871 (переизд. 1988). Лось и добывание его в Пермской губернии М. С. 267–294.
- Сегаль А. Н., Орлова С. А. 1961. Появление бобров в Карелии // Зоол. журн. Т. 40, вып. 10. С. 1580–1583.
- Семёнов Б. Т. 1963. Итоги акклиматизации пушных зверей в Архангельской области и перспективы хозяйственного использования их поголовья // Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. 1982. Звери Мурманской области. Мурманск: Мурманское книжн. изд.-во, 175 с.
- Сиивонен Л. 1979. Млекопитающие Северной Европы. М. 230 с.
- Силантьев А. А. 1898. Обзор промысловых охот в России. СПб., 619 с.
- Скуматов Д. В. 2005. Европейская норка в России (современное состояние и перспектива сохранения в условиях охотничьего промысла): автореф. дис... канд. биол. наук. Киров. 23 с.
- Строганов С. У. 1949. Определитель млекопитающих Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 199 с.
- Терновский Д. В. 1977. Биология кунцеобразных (*Mustelidae*). Новосибирск: «Наука». 279 с.
- Тимофеева Е. К. 1970. Очерки экологии млекопитающих. Отряд парнокопытные // Звери Ленинградской области. Л. С. 270–322.
- Тимофеева Е. К. 1974. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л. 167 с.
- Тимофеева Е. К. 1985. Косуля. Л.: Изд. Ленинградского ун-та. 224 с.
- Томилова Т. П. 1981. Экологические основы использования ресурсов зайца-беляка в лесной зоне Европейской части РСФСР. Автореф. дис... канд. биол. наук, 23 с.
- Туманов И. Л. 1970. Американская норка. Охотничьи звери и их промысел. М. Изд. «Лесная промышленность». С. 58–60.
- Туманов И. Л. 1972. Распространение и численность норки в северо-западных областях РСФСР // Материалы к науч. конф., посвященной 50-летию ВНИИОЗ. Киров. Т. 1. С.
- Туманов И. Л. 1996. Проблема европейской норки (*Mustela lutreola*); причины исчезновения и стратегия охраны // Зоол. журн. Т. 75, вып. 9. С. 1394–1403.
- Туманов И. Л. 2003. Статус и стратегия охраны европейской норки на северо-востоке её ареала // Материалы III Межд. Симп. «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы», 16–20 июня 2002 г., г. Сортавала, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск. С. 198–201.
- Туркин И. В., Сатунин К. А. 1900. Звери России. СПб. Т. I. 506 с.
- Туркин Н. В., Сатунин К. А. 1902. Звери Росси. М. 506 с.
- Фадеев Е. В. 1970. Естественное и искусственное расселение кабана в европейской части РСФСР // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. № 1. С. 28–34.
- Фадеев Е. В. 1974. Динамика ареала кабана в европейской части СССР // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Киров. С. 119–120.
- Фадеев Е. В. 1975. Кабан в европейской части СССР // Охота и охотн. хозяйство. № 2. С. 16–17.
- Фадеев Е. В. 1979. Динамика ареала кабана // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 14–15.
- Фадеев Е. В. 1987. Кабан // Охота и охотн. хозяйство. № 2. С. 10–12.
- Филонов К. П. 1981. О численности бурого медведя, волка и рыси в Европейской части РСФСР // Хищные млекопитающие. М. С. 5–25.
- Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Смирин В. М. 1965. Млекопитающие СССР. М. 437 с.

- Формозов А. Н. 1935. Колебания численности промысловых животных. Л., 107 с.
- Формозов А. Н. 1946. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М. 141 с.
- Холостов В. Г. 1956. Кабан в Архангельской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. LXI, вып. 4. С. 82.
- Хохлов А. М. 2009. К вопросу рационального использования популяции лося в Мурманской области // Материалы Всероссийской научн.-практич. конф. с межд. участ. «Экология, эволюция и систематика животных». Рязань. НП «Голос губернии». С. 374–375.
- Царев С. А. 2007. Кабан // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. М. С. 22–27.
- Чиркова А. Ф. 1957. Распространение зудневой чесотки среди лисиц в СССР в связи с географическими факторами // Зоол. журн. Т. 36, вып. 5. С. 773–786.
- Чиркова А. Ф. 1967. Лиса (биология, практическое значение) // Млекопитающие Советского Союза. М. Т. 2. Ч. 1. С. 343–383.
- Чиркова А. Ф. 1975. Динамика заготовок и ресурсов обыкновенной лисицы в лесной зоне и на северных окраинах СССР // Тр. ВНИИ охотничьего хоз-ва и звероводства. Вып. 25.
- Чукальский С. В. 2009. Животный мир. Видовое разнообразие и промысел охотничьих животных // состояние и охрана окружающей среды Архангельской области в 2008 году. Архангельск. С. 82–85.
- Юргенсон П. Б. 1935. Лось в центральных районах европейской части СССР // Лось и его промысел. М. С. 5–102.
- Юргенсон П. Б. 1968. Охотничьи звери и птицы. М.: «Лесная промышленность», 308 с.
- Cederlund, G., Markgren G. 1987. The development of the Swedish moose population, 1970–1983 // Swedish Wildlife Research, Supplement. Vol. 1. P. 55–62.
- Cleeland B. 1970. Adaptable mink // Animals. Vol. 13, No 4.
- Danilov P. 1992. The brown bear of the North-West of Russia // Ninth Intern. Bear Confer. Missoula. MT. Abstracts. Sess. 4. P. 1.
- Danilov P., Helle P., Annenkov V., Belkin V., Bljudnik L., Helle E., Kanshiev V., Linden H., Markovsky V. 1996. Status of game animal populations in Karelia and Finland according to winter track count data // Finnish Game Research. N 49. P. 18–25.
- Danilov P., Tirronen K. 2007. Suurpedot Venäjän luoteisosissa // Suomalaiset suurpedot – monitavoitteista kannanhoitoa. S. 8–10.
- Danilov P.I. 1987. Population dynamics of moose in USSR // Swedish Wildlife Research Suppl. 1. P. 503–523.
- Danilov P.I. 1990. The brown bear in Soviet Karelia // Trans. the 19th IUGB Congress. Trondheim. P. 566–572.
- Danilov P.I. 1992. Introduction of North American semiaquatic mammals in Karelia and consequentance of it for aboriginal species // Semiaquatische Säugetiere (1992). Wiss. Beitr. Univ. Halle. P. 267–276.
- Danilov P.I. 2002. Status and management of the brown bear in the Russian European North // Living with bears. 14th Int. congress on bear research and management. Steinkjer. P. 101.
- Erkinaro, E., Heikura, K., Lindgren, E., Pulliainen, E. & Sulkava, S. 1982. Occurrence and spread of the wild boar (*Sus scrofa*) in eastern Fennoscandia // Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. Vol. 58. P. 39–47.
- Erlinge E.S. 1972. Interspecific relations between otter *Lutra lutra* and mink *Mustela vison* in Sweden // Oikos. Vol. 23; № 3. P. 327–335.
- Ermala A., Helminen M. & Lahti. S. 1989. Some aspects of the occurrence, abundance and future of the Finnish beaver population // Suomen Riista. № 35. P. 108–118.
- Ermala. A. 1995. Reglering och Vård av Bäverstammen i Finland // The Third Nordic Beaver Symposium 15.–17.9.1992. Helsinki. P. 17–20.
- Farrar G.B. 1971. The beaver: the conservationist // Def. Wildlife News. V. 46, № 2. P. 205–207.
- Gerell R. 1968. Food habits of the mink, *Mustela vison* Schreb., in Sweden // Viltrevy. Vol. 8; N 2.
- Gerell R. 1971. Population studies on mink, *Mustela vison* Schreber, in Southern Sweden // Viltrevy. Vol. 8, No 2.
- Helle E., Kauhala K. 1987. Supikoiran leviamishistoria ja kantojen nykytila Suomessa (Summary: Distribution history and present status of the raccoon dog in Finland) // Suomen Riista. 34. P. 7–21.
- Helle E., Kauhala K. 1989. Supikoiran elinikä ja lisääntymisteho Suomessa (Summary: Age structure and reproductivity of the racoon dog population in Finland) // Suomen Riista. Helsinki. No 35. S. 119–128 (in Finnish, in English).
- Helle P. 1996. Metsakauris // Riistan jäljille. Helsinki. P. 100–102.
- Kalela O. 1961. Nisäkäitten leviämisoikeutta koskevia viimeaikaisia kokemuksia // Fennica. No 85.
- Kankaanpää S. 1999. Metsakauris-tiheydet riistanhoito-yndistyksissä // Metsastaja. 1. P. 18–21.
- Kauhala K. 1995. Mäyrän levinneisyys ja runsaus Suomessa (Distribution and abundance of badger in Finland) // Suomen riista. Helsinki. No 41. SS. 85–94.

- Kauhala K. 1996a. Minkki // Riistan jäljille. Helsinki. S. 72–75.
- Kauhala K. 1996b. Mäyrä (*Meles meles* L.) // Riistan jäljille. Helsinki. S. 54–57.
- Kauhala K., Helle P., Hiltunen M. 2005. Populations dynamics of mountain hare *Lepus timidus* populations in Finland // Wildlife Biology. Vol. 11, No 4. P. 299–307.
- Lahti S. 1968. Majava // Suomen Luonto. № 5. P. 110–111.
- Lahti S. 1995. Bäckens Utbredning i Finland från 1980-talet fram till Idag // The 3rd Nordic Beaver Symposium (15.–17.09.1992). Helsinki. P. 41–43.
- Lahti S., Helminen M. 1974. The beaver *Castor fiber* (L.) and *Castor canadensis* (Kuhl.) in Finland // Acta theriol. Vol. 19, № 1–13. P. 177–189.
- Lahti S., Helminen M. 1980. Suomen majavien levinneisyyden muutokset vuosina 1965–1975 // Suomen Riista. No 27. P. 70–77.
- Lind E. 1963. Jäniksen ja rusakon välisistä suhteista // Suomen Riista, N 16. S. 128–135.
- Linnamies O. 1956. Majavien esiintymisestä ja niiden aiheuttamista vahingoista maassamme // Suomen Riista. Vol. 10. P. 63–86.
- Luoma M. 2004. Metsäkauriin ravinnonkäyttö ja vahingot maa- ja metsätaloudelle (Summary: Food selection of roe deer and damage caused to agriculture and forestry) // Suomen Riista. N 50. S. 76–83.
- Myrberget S. 1968. Beveren og naturvernet // Norsk natur. Vol. 4, № 2. P. 42–46.
- Myrberget, S. 1990. Wildlife management in Europe outside the Soviet Union (Viltstell i Europa utenom Sovjet-Unionen) // NINA Utredning. Vol. 018. P. 1–47.
- Nygren T. 1987. The history of moose in Finland // Swedish Wildlife Research Suppl. 1. P. 49–54.
- Nygren T. 1996. Hirvi (*Alces alces*) // Riistan jäljille. Helsinki. S. 103–108.
- Nygren T., Pesonen M. 1993. The moose population (*Alces alces* L.) and methods of moose management in Finland, 1975–89 // Finnish Game Research. No 48. P. 46–53.
- Nyholm E. 1972. Mäyrä // Suomen nisäkkäät 2. Otava. Keuruu. P. 264–275.
- Nyholm E.S. 1996. Ilves // Riistan jäljille. Helsinki. P. 80–83.
- Pedersen J. 1964. Villiminken i Norge // Tidsskr. norske landbruk. Vol. 71, No 3.
- Pozdnjakov S. 1997. The mammals of the Nature Reserve Kostomukschski // Finnish-Russian seminar on the joint research in the Nature Reserve Friendship. Kuhmo.
- Pulliainen E. 1997. The expansion of brown bears from east into Finland // International Bear News. Vol. 6, N 3. P. 10–11.
- Pulliainen E. 1974. Seasonal movements of moose in Europe // Naturaliste Canadien. V. 101. P. 379–392.
- Siivonen L. 1956. Suuri nisäkäskirja. Helsinki. 800 s.
- Siivonen L. 1972. Vesikko. Hilleri // Suomen nisäkkäät, Helsinki. Osa 2. P. 199–209; 221–232.
- Siivonen L. 1975. Pohjolan nisäkkäät. Helsinki. 194 s.
- Swenson J., Sandegren F., Wallin K., Cederlund G. 1998. Karhun ja hirven yhteiselo Skandinaviassa // Riistapäivät. No 149. S. 3–4.
- Tegengren H. 1952. En utdöd lappkultur i Kemi lappmark // Acta Acad. Aboensis Humaniora. Vol. XIX, No 4. P. 1–284.
- Tenovuo R. 1963. Minkki saaristoalueilla // Suomen riista. Helsinki. N 16.
- Tiainen J., Pankakoski E. 1996. Rusakko // Riistan jäljille. Helsinki. S. 22–25.
- Viljugrein H., Lingjærde O.Chr., Stenseth N.Chr., Boyce M.S. Spatio-temporal patterns of mink and muskrat in Canada during a quarter century // J. of Animal Ecology. 2001. Vol. 70. P. 671–682.
- Waits L., Taberlet P., Swenson J.E. et al. 2000. Nuclear DNA microsatellite analysis of genetic diversity and gene flow in the Scandinavian brown bear (*Ursus arctos*) // Mol.Ecol. Vol. 9. P. 421–431.
- Westman K. 1966. Minkkin levinneisyydestä Suomessa // Suomen riista. No 18.
- Wikman S. 1994. Gaupe i Sor-Varanger: Rapport N 2. P. 8. Manuscript.
- Wikman M. 1996. Saukko (*Lutra lutra*) // Riistan jäljille. Helsinki. S. 64–67.
- Wikman M. (toim.). 2008. Riistakannat 2008. Helsinki, 48 s.

Глава 5. СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ

5.1. Охрана болот Карелии

В комплексе природных явлений болота занимают особое место. Они представляют собой сложные экологические системы, уничтожение которых приводит к изменению экологического равновесия в природе. После выработки торфяных залежей болота не могут быть восстановлены в первоначальном виде, а их искусственная рекультивация происходит в течение столетий и требует огромных материальных затрат.

Болота и заболоченные земли являются одним из неотъемлемых компонентов ландшафтов таежной зоны. В Карелии они занимают более 30 % территории – 5,4 млн. га, из них открытые и слабо облесенные болота составляют 3,6 млн. га, а на лесные болота и заболоченные леса приходится 1,8 млн. га. Болота играют важную роль в поддержании экологического равновесия, при этом в Карелии они ежегодно аккумулируют в торф и выводят из атмосферы на длительный период до 200 тыс. т углерода (Кузнецов и др., 2005). В естественном состоянии болота являются местами сбора ягодных и лекарственных растений, объектами экологического туризма. Осушенные болота широко используются в сельском и лесном хозяйстве, а также для заготовки торфа.

Болота Карелии характеризуются высоким разнообразием на различных уровнях их организации – от флоры до типов болотных массивов. Комплекс геолого-геоморфологических, гидрологических и климатических факторов обусловил высокую степень заболоченности многих ландшафтов республики, а также свои наборы соотношения типов болот в них, что нашло отражение в болотном районировании. Согласно типологии болотных массивов, разработанной по растительному покрову, в Карелии представлено 13 типов болотных массивов, относящихся к 4 классам (Юрковская, 1992). В республике преобладают верховые сфагновые болота (7 типов), карельские аапа и переходные травяно-сфагновые болота. Болотные массивы в большинстве ландшафтов Карелии небольшие по площади и занимают понижения рельефа. Многие из них соединены друг с другом в сложные болотные системы. На морских и озерных равнинах с заболоченностью более 50 % крупные болотные системы являются ландшафтообразующими.

Интенсивное освоение заболоченных лесов, торфоразработки, лесосушительная и сельскохозяйственная мелиорация обусловили актуальность проблемы сохранения биосферной функции болот и их разнообразия во многих регионах мира, в том числе и в Карелии.

До середины 1960-х годов практически все болота Карелии (за исключением районов Приладожья) находились в естественном состоянии и только на небольших площадях предпринимались попытки их освоения для сельскохозяйственных целей (Цыба, 1990). Осоковые и осоково-сфагновые приречные болота использовались как сенокосы. В юго-западном Приладожье, входившем до 1940 г. в Финляндию, большинство болот были освоены уже к началу XX века.

В Карелии, как и в большинстве регионов северо-запада России, проблема охраны болот стала особо актуальной в 1960–70-е годы в связи с широко развернувшейся лесной и сельскохозяйственной мелиорацией (Ниценко, 1962; Пьявченко, 1963; Нестеренко, 1979; Медведева, 1989). К 1990 году было осушено для развития сельского хозяйства около 32 тыс. га низинных и переходных болот, а для лесного – более 700 тыс. га болот и заболоченных лесов (Цыба, 1990).

По состоянию на 1 января 2009 года в составе ресурсов недр Карелии числится 386 торфяных месторождений с учтенным запасом торфа, предназначенного преимущественно для использования как топливо для тепловых электростанций. Из общего их количества разрабатывается всего три. В 2008 году было заготовлено 3,1 тыс. тонн торфа (Государственный доклад ..., 2008).

Основные положения по необходимости охраны болот и критерии выделения нуждающихся в охране болотных объектов были сформулированы в начале 1970-х гг в рамках международного проекта «Телма» (Боч, Мазинг, 1973), они остаются актуальными и сегодня:

- болота представляют собой эталоны специфических экосистем в различных природных зонах;
- на болотах произрастают редкие виды растений, занесенные в различного ранга Красные книги,

- на болотах формируются специфические для них растительные сообщества, в том числе редкие,
- болота являются местами обитания и воспроизводства ряда видов животных;
- многие болота – источники ценных ресурсов лекарственных и ягодных растений;
- болота являются эффективными продуцентами кислорода и фиксаторами углекислого газа из атмосферы;
- болота – прекрасные естественные фильтры и могут служить поглотителями многих загрязняющих веществ;
- болотные экосистемы оказывают влияние на водный баланс местности, выполняют водоохранную функцию, а также имеют научную, рекреационную и эстетическую ценность.

Основными задачами охраны болот Карелии являются сохранение эталонов всех типов болотных массивов, что в свою очередь обеспечит охрану разнообразия флоры, растительности, болотных участков и типов торфяных залежей, выявление и сохранение уникальных болот и болот-ягодников клюквы и морошки. К уникальным или особо ценным объектам относятся болота с местами произрастания редких и охраняемых видов растений, редкими растительными сообществами. Сюда же включаются болота с глубокой залежью, болота с сохранившимися на них природными артефактами динамики среды (старицы, меандры, крупные участки с сухостоем деревьев и др.).

Сохранение естественных болотных экосистем требует охраны всех их компонентов и факторов, непосредственно влияющих на их существование и развитие. Большинство болот таежной зоны, представляющих собой субаквальные (транзитные) элементы ландшафтов, должны сохраняться только вместе с окружающими лесами в пределах водосборов различного уровня. Практически невозможна охрана отдельных видов флоры и фауны, сообществ без охраны всего болотного массива с буферной зоной вокруг минимум 100–200 метров.

Первые охраняемые болота появились в Карелии в составе заповедника «Кивач», учрежденного в 1931 г. В начале 1970-х гг. в рамках международного проекта «Телма» в республике были учреждены три болотных заказника. Это заказник крупноплодной клюквы «Болото Сегежское» (1972), заказники «Болото у с. Нюхча» (1974) и «Болото Чувной-суо» (1974). В 1978 году учреждается заказник «Болото Койву-Ламбасуо». Цель их создания – охрана разнообразия болотных систем, болотных массивов и болот-ягодников клюквы.

С 1980 года природоохранные исследования болот становятся одним из направлений научной деятельности Института биологии КФ АН СССР. Разработанная в это время стратегия охраны болот предусматривала сохранение их разнообразия в условиях высоких темпов лесомелиоративных работ (до 50–60 тыс. га в год). В результате сложилась особая форма охраны болот – исключение их из планов лесосоосушения специальными Постановлениями Совета Министров республики. Это позволило оперативно сохранить в естественном состоянии 292 болота с лекарственно-ягодным сырьем и 118 типичных и уникальных болотных массивов, общей площадью 137,5 тыс. га (Антипин, Токарев, 1991). Для выполнения этих работ применялся комплекс камеральных и маршрутных методов с использованием материалов аэрофотосъемки, фондовых материалов лаборатории (крупномасштабные карты растительности, данные наземных геоботанических и стратиграфических исследований).

В 1981–1989 гг. в республике были учреждены большие по площади особо охраняемые природные территории (ООПТ), неотъемлемым компонентом которых являются болота. Это государственный природный заповедник «Костомукшский» (1983 г.), федеральные зоологические заказники «Олонецкий» (1986) и «Кижский» (1989), региональные ландшафтные заказники «Шайдомский» (1981), «Муромский» (1984). В этот же период стали выделяться региональные болотные памятники природы. Первые 18 болотных памятников были учреждены Советом Министров КАССР в 1989 году (Антипин, Токарев, 1990). Почти все они расположены в южной Карелии, где были сконцентрированы основные объемы осушения болот. В 1990–1997 гг. в нескольких районах республики создаются еще 44 болотных памятника природы. Большинство этих охраняемых болот ранее были исключены из планов мелиорации.

В 1990–2009 гг. значительное количество болот вошло в состав территорий государственных национальных парков «Водлозерский» (1991 г. учреждения), «Паанаярви» (1992) и «Калевальский» (2006), а также в 13 региональных ландшафтных заказников.

В 2007–2009 гг. сотрудниками лаборатории болотных экосистем Института биологии и лаборатории ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем Института леса Карельского научного центра РАН проведены натурные обследования состояния и соблюдения режима охраны особо охраняемых природных территорий Карелии. Они выполнялись в рамках проекта «Инвентаризация особо охраняемых природных территорий регионального значения Республики Карелия», предусмотренного п. 17 подпрограммы «Поддержка особо охраняемых природных территорий» республиканской целевой программы «Экология и природные ресурсы Республики Карелия» на 2004–2010 годы», утвержденной Постановлением Законодательного Собрания Республики Карелия от 19.05.2004 г. № 1169-III ЗС. Заказчиком работ являлось Министерство сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия. В результате проведенных исследований были уточнены площадь и квартальная сеть региональных ООПТ, получена дополнительная информация по их природоохранной значимости, предложены мероприятия по оптимизации охраняемых территорий и учреждению охранных зон. Для каждой из региональных ООПТ Карелии был составлен паспорт, в который внесены основные сведения об охраняемой природной территории. На основании наших рекомендаций и активной работы Министерства сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия вышли следующие Постановления Правительства РК:

1. О некоторых болотных памятниках природы и признании утратившими силу отдельных положений Постановления Совета Министров Карельской АССР от 24 мая 1989 года № 147» – от 29 июня 2009 г. № 145-П;

2. О внесении изменений в некоторые постановления Совета Министров Карельской АССР по вопросам создания особо охраняемых природных территорий регионального значения» – от 12 сентября 2009 г. № 211-П.

В Постановлениях Правительства РК прописаны положения о региональных болотных заказниках, границы и режим особой охраны территорий болотных памятников природы регионального значения и их охранных зон, указана современная квартальная сеть и уточненная площадь болотных ООПТ.

На начало 2010 года в составе 82 ООПТ Карелии охраняется 158074 га болот (табл. 1; рис. 1), что составляет 3,5 % от общей площади болот республики. Из списка региональных болотных ООПТ исключен болотный заказник «Болото Сегежское», который находится на охраняемой территории более высокого ранга – федеральном зоологическом заказнике «Олонецкий» (Государственный доклад..., 2008). Площадь охраняемых болот Карелии значительно меньше, чем на смежных и близлежащих территориях. В соседней Финляндии охраняется 840 тыс. га болот и заболоченных лесов или около 9 % от их общей площади (Aarala et al, 1995). В густо населенном и промышленно развитом Северо-западном экономическом районе (Ленинградская, Псковская, Новгородская области), охраняется 184 тыс. га (9,2 %) болот (Боч, Смагин, 1995), в Вологодской области – 361,5 тыс. га или 22,6 % (Особо охраняемые ..., 1993). В Архангельской области взято под охрану 849 тыс. га (15 %), Мурманской – 8 тыс. га или 1 % (Botch, 1996). В Республике Коми охраняется более 500 тыс. га болот или 15 % от их общей площади (Таскаев и др., 1996) (рис. 2).

Т а б л и ц а 1
Охраняемый болотный фонд Карелии (на 1.01.2010 г.)

№ п.п	Категории особо охраняемых природных территорий	Количество объектов	Площадь болот, га	Доля от общей площади охраняемых болот, %
1	Государственные заповедники	2	7529	4,8
2	Национальные парки	3	51929	32,8
3	Федеральные зоологические заказники	2	3183*	2,0
4	Региональные ландшафтные заказники	13	59010	37,3
5	Региональные болотные заказники	3	6739	4,3
6	Региональные болотные памятники	59	29684	18,8
Всего			158074	100

* С учетом площади 5 региональных болотных памятников природы в составе федеральных заказников (см. табл. 2).

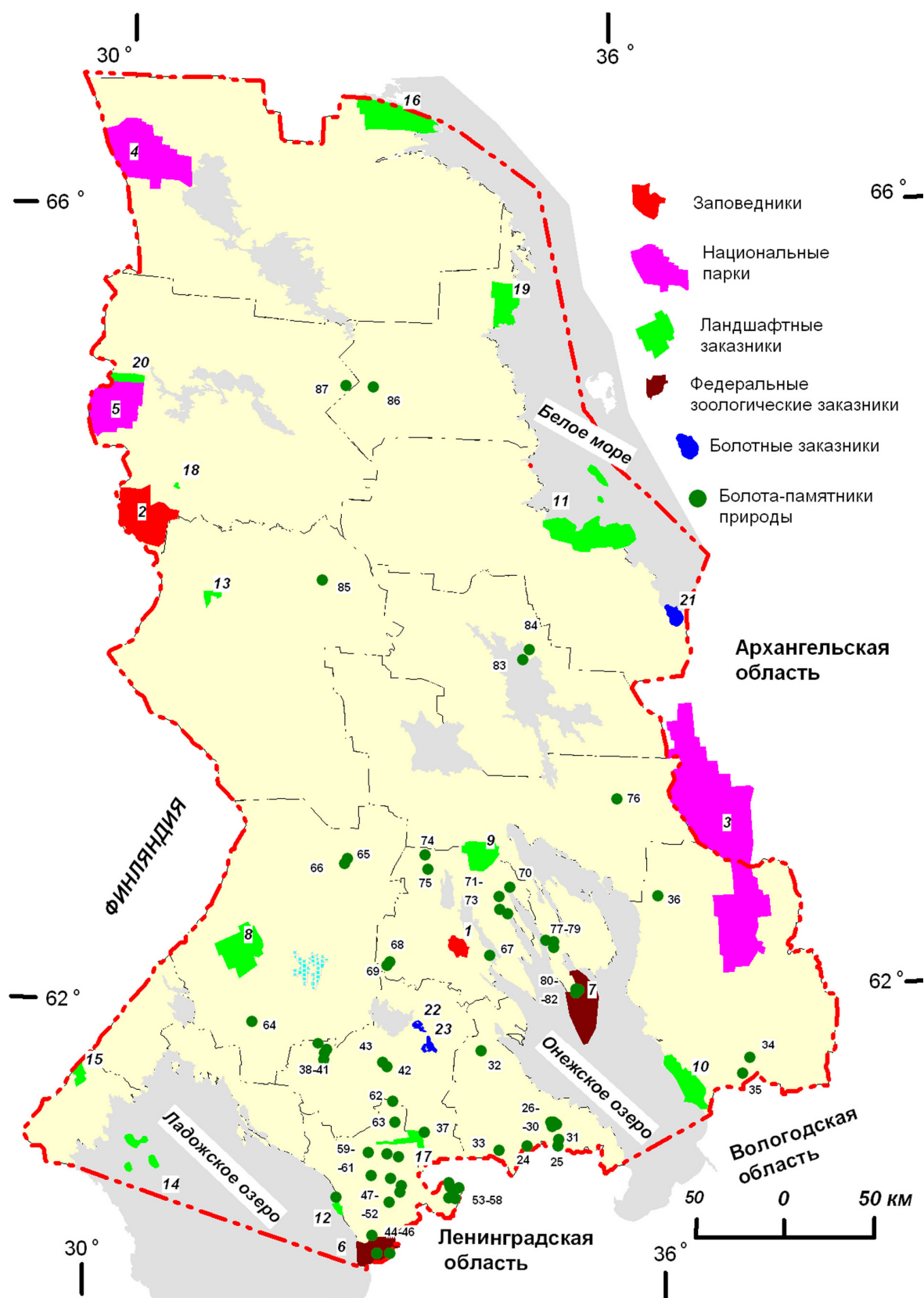


Рис. 1. Особо охраняемые природные территории Карелии с болотными объектами.
Номера ООПТ соответствуют таковым в табл. 2



Рис. 2. Местонахождение охраняемых болот на Европейско Севере России

Оценить репрезентативность всей сети охраняемых болот севера европейской части России трудно, так как по большинству взятых под охрану болот сведений нет или они очень скудные. Имеющиеся данные свидетельствуют, что она не охватывает всего разнообразия типов болот, их флоры и растительных сообществ (Боч, Смагин, 1993; Антипин, Кузнецов, 1998; Красная книга природы..., 1999). В регионе необходимо выявление новых как уникальных, так и типичных болотных массивов, заслуживающих различных форм охраны. Эти работы являются составной частью проекта ГЭП-анализа по оптимизации сети ООПТ северо-запада России, результаты которого сейчас обобщаются и будут опубликованы в 2011 году.

В Карелии площадь почти 90 % охраняемых болот сосредоточена в национальных парках, региональных ландшафтных заказниках и болотных памятниках (рис. 3).

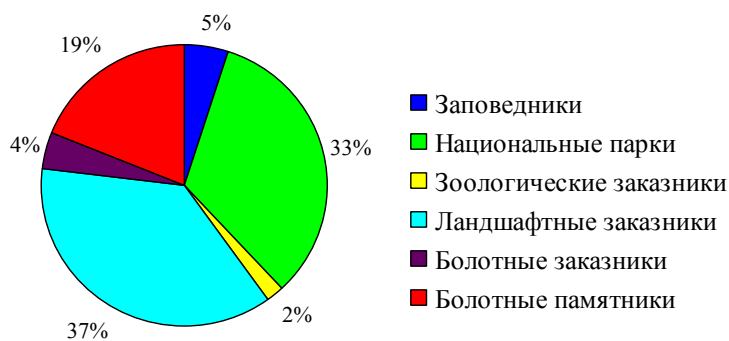


Рис. 3. Распределение охраняемых болот по категориям ООПТ Карелии

Существующая сеть охраняемых болот не охватывает всего разнообразия их по типам, а также флоры, как в пределах республики (Кузнецов, 2008), так и в отдельных ландшафтных районах (табл. 2). Мало охраняемых болот в северных и центральных районах, их нет практически в Приладожье. Охраной не обеспечены многие болота с высокопродуктивными ресурсами лекарственно-ягодных растений.

Таблица 2
Охраняемые болота Карелии

Но- мер	Название особо охраняемой природной территории, административный район	Площадь болот, га	Доминирующий тип болотных массивов	Виды растений, внесенных в Красную книгу России (2008) и Красную книгу Республики Карелия (2007)	Примечание
1	2	3	4	5	6
Государственные природные заповедники					
1	«Кивач», Кондопожский	732	Е* и МЕ травяно-гипновый и Е лесной	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i> , <i>Malaxis monophyllos</i> , <i>Cypripedium calceolus</i> , <i>Epipactis palustris</i>	Хорошо представлена флора болот южной и средней Карелии. Имеются опорные эталонные стратиграфические разрезы торфяной залежи, спорово-пыльцевые диаграммы, радиоуглеродные датировки по ¹⁴ С
2	«Костомукшский», Костомукшский городской округ	6797	М травяно-сфагновый и О сосново-кустарничково-сфагновый	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i> , <i>Epilobium homemannii</i>	Встречаются «висячие» и аапа болота. Имеются стратиграфические разрезы
Национальные парки					
3	Водлозерский Пудожский	22334 (карельская часть парка)	М травяно-сфагновый, О сфагновый грядово-мочажинный, онежско-печорский аапа	<i>Epipactis palustris</i> , <i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Лесо-болотный парк с наиболее полно выраженным разнообразием болот среди ООПТ Восточной Фенноскандии
4	Паанаярви, Лоухский	15 495	Е и МЕ древесно-травяно-моховой и травяно-гипновый, М травяно-сфагновый, северокарельский аапа	<i>Schoenus ferrugineus</i> , <i>Carex (laxa, media, jemtlandica)</i> , <i>Juncus triglumis</i> , <i>Cypripedium calceolus</i> и др.	Хорошо представлена флора болот северной Карелии. Имеются стратиграфические разрезы со спорово-пыльцевыми диаграммами, датировки возраста болот по ¹⁴ С
5	Калевальский, Калевальский	14100	Северокарельский аапа, МО травяно-сфагновый, О сфагновый грядово-мочажинный	<i>Dactylorhiza cruenta</i> , <i>D. traunsteineri</i> , <i>Epilobium homemannii</i> , <i>Stellaria calycantha</i>	Представлено разнообразие флоры и растительности болот Западно-Карельской возвышенности
Федеральные зоологические заказники					
6	Олонецкий, Олонецкий	2606	О сфагновый грядово-мочажинный, О сосново-кустарничково-сфагновый, М травяно-сфагновый	Не выявлены	На его территории находится болото Сеgezское с уникальными крупноплодными формами клюквы и болотные памятники природы: Восточно-Сеgezское и Ропакы (44, 45). Площадь памятников 1756 га
7	Кижский, Медвежьегорский	577	МЕ травяно-моховой	<i>Epipactis palustris</i> , <i>Dactylorhiza traunsteineri</i> , <i>D. cruenta</i> , <i>Malaxis monophyllos</i>	Из 577 га болот заказника болота Замошье, у губы Петриково и у дер. Боярщина (№ 79–81), общей площадью 245 га, являются региональными болотными памятниками природы
Региональные комплексные (ландшафтные) заказники					
8	Толвоярвский, Суоярвский	7214	О сфагновый грядово-мочажинный, О сосново-кустарничково-сфагновый, МО травяно-сфагновый	<i>Rhynchospora fusca</i> , <i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Имеются данные по стратиграфии болот и датировки по ¹⁴ С

Глава 5. СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ

1	2	3	4	5	6
9	Шайдомский, Кондопожский	4500	О сосново-кустарничково-пушицево-сфагновый, МЕ травяно-моховой	Не выявлены	Требуется проведение детальных исследований растительного покрова и стратиграфии
10	Муромский, Пудожский	7594	О грядово-мочажинный, М травяно-сфагновый, МЕ травяно-моховой	Не выявлены	На территории заказника находится одно из крупных болот южной Карелии – Муромское (6323 га), эталон сфагнового грядово-мочажинного типа. На болоте Рандозеро сохранились древние береговые валы Онежского озера. Имеются стратиграфические разрезы с радиоуглеродными датировками
11	Сорокский, Беломорский	10971	Д грядово-мочажинно-озерковый, О сфагновый грядово-мочажинный	„	Требуется проведение наземных исследований
12	Андрусово, Олонецкий	53	О сосново-кустарничково-сфагновый	„	Наземных исследований болот не проводилось
13	Юдальский, Муезерский	872	Северокарельский аапа	„	Необходимо проведение наземных исследований
14	Западный архипелаг, Лахденпохский	20	Не исследованы	„	Требуется проведение наземных исследований растительного покрова и динамики
15	Исо-Ийярви, Лахденпохский	81	О кустарничково-пушицево-сфагновый	„	Наземных исследований болот не проводилось
16	Полярный Круг, Лоухский	6050	Северокарельский аапа	„	Наземных исследований болот не проводилось
17	Важозерский, на границе Пряжинского и Олонецкого районов	1549	О сфагновый грядово-мочажинный, М травяно-сфагновый	„	Наземных исследований не проводилось
18	Подкова, Костомукшский городской округ	119	О сфагновый грядово-мочажинный	„	Требуется проведение детальных исследований флоры и растительности
19	Сыроватка, Кемский	18479	ОД грядово-мочажинно-озерковый, О сфагновый грядово-мочажинный, северокарельский аапа	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Широко представлено разнообразие флоры и растительности болот Карельского побережья Белого моря
20.	Войница, Калевальский	1508	О сфагновый грядово-мочажинный, северокарельский аапа	Не выявлены	Широко представлено разнообразие северокарельских аапа болот на юго-западной границе их ареала
Болотные заказники					
21	У села Нюхча, Беломорский	3539	Д грядово-мочажинно-озерковый прибаломорский, О сфагновый грядово-мочажинный	Нет	Типичная южноприбаломорская болотная система. Имеются стратиграфические разрезы со спорово-пыльцевые диаграммами и датировками по ¹⁴ С
22	Чувной-суо, Пряжинский	1400	О сфагновый грядово-мочажинный, южнокарельский аапа	Не выявлены	Типичная болотная система южной Карелии. Имеются стратиграфические разрезы торфяной залежи. Ягодник клюквы
23	Койву-Ламбасуо, Пряжинский	1800	О сфагновый грядово-мочажинный, южно-карельский аапа	<i>Cypripedium calceolus</i> , <i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Типичная болотная система южной Карелии. Объект многолетних стационарных научных исследований. Имеются спорово-пыльцевые диаграммы, стратиграфические разрезы торфяной залежи, радиоуглеродные датировки. Ягодник клюквы

МОНИТОРИНГ И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

1	2	3	4	5	6
Болотные памятники природы					
24	Пайрецкое, Прионежский	545	М травяно-сфагновый	Не выявлены	Типичная болотная система южной Карелии. Состоит из болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа. Ягодник клюквы. Имеются стратиграфические разрезы
25	Ойгорецкое, Прионежский	513	О сфагновый гря- дово-мочажинный, М травяно-сфагно- вый	Не выявлены	Типичная болотная система южной Карелии. Ягодник клюквы. Имеются стратиграфические разрезы
26	Ладвинское, Прионежский	166	О сфагновый грядово- мочажинный	Не выявлены	Типичный олиготрофный массив южной Карелии. Ягодник клюквы и морошки. Имеются стратиграфические разрезы
27	Верховое, Прионежский	66	О сфагновый грядово- мочажинный	Не выявлены	Ягодник морошки
28	Лесное, Прионежский	21	МЕ березово-со- сново- травяно-сфагно- вый	Не выявлены	Охрана разнообразия облесенных мезоевтрофных болот Карелии. Местонахождение сфагновых сообществ с <i>Molinia caerulea</i> редких на болотах южной Карелии
29	У озера Ржаное, Прионежский	30	М травяно-сфагновый	Не выявлены	Приозерное мезотрофное травяно-сфагновое болото. Ягодник клюквы
30	Сельга, Прионежский	134	М травяно-сфагновый	Не выявлены	Охрана разнообразия мезотрофных болот южной Карелии. Ягодник клюквы и морошки
31	Монастырское, Прионежский	22	О сосново-кустар- ничково-пушице- во-сфагновый	Не выявлены	Имеет природно-историческое значение. Входит в ландшафтно-исторический комплекс Благовещенского Иона-Яшезерского монастыря (основан в XVI веке)
32	Самбальское, Прионежский	430	О сфагновый гря- дово-мочажинный, М травяно-сфагно- вый	Не выявлены	Охрана разнообразия болотных систем южной Карелии. Имеются спорово-пыльцевые диаграммы, радиоуглеродные датировки, стратиграфические разрезы. Ягодник клюквы и морошки
33	Широкое, Прионежский	259	МО травяно-сфа- гновый грядово- мочажинно-озер- ковый	Не выявлены	Уникальный болотный массив южной Карелии
34	У реки Сомба, Пудожский	559	М травяно-сфагновый	Не выявлены	Эталон болот мезотрофного типа. Ягодник клюквы
35	Сосновое, Пудожский	850	М березово-сосно- вый травяно-сфаг- новый	Не выявлены	Болото имеет важное водоохранное значение. В его северной части находятся истоки р. Черная, в южной – р. Сомбола
36	Тамбицкое, Пудожский	51	О сфагновый гря- дово-мочажинный, средне-карельский аапа, М травяно- сфагновый	Не выявлены	Уникальная по структуре растительного покрова болотная система. Имеются стратиграфические разрезы
37	Важинское, Пряжинский	7235	О сфагновый гря- дово-мочажинный, О сосново-пуши- цево-сфагновый	Не выявлены	Крупнейшая в южной Карелии болотная система, с местами массового гнездования птиц и их остано- вок во время миграций
38	Посадско- Наворожское 1Х, Пряжинский	870	М травяно-сфагно- вый, О сфагновый грядово-мочажин- ный	Не выявлены	Типичная болотная система южной Карелии. Ягодник клюквы

Глава 5. СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ

1	2	3	4	5	6
39	Посадско-Наворожское, Пряжинский	1121	„	Не выявлено	„
40	Посадско-Наворожское УП, Пряжинский	286	М травяно-сфагновый	Не выявлено	Ягодник клюквы
41	Посадско-Наворожское Х1, Пряжинский	2082	М травяно-сфагновый, О сфагновый грядово-мочажинный	Не выявлены	Типичная болотная система южной Карелии. Ягодник клюквы.
42	Мерисуо, Пряжинский	487	О сфагновый грядово-мочажинный, М травяно-сфагновый	Не выявлены	Ценный ягодник клюквы и морошки. Имеются стратиграфические разрезы
43	Миккельское, Пряжинский	494	О сфагновый грядово-мочажинный	Не выявлены	Типичное болото олиготрофного сфагнового грядово-мочажинного типа. Ягодник морошки
44	Малое Сармягское, Олонецкий	280	М травяно-сфагновый, МО пушицево-сфагновый	Не выявлены	Ягодник клюквы
45	Восточно-Сегежское, Олонецкий	761	О сфагновый грядово-мочажинный	Не выявлены	Ценный ягодник клюквы и морошки. Входит в состав федерального зоологического заказника «Олонецкий»
46	Ропакки, Олонецкий	995	Осушено. Сохранились в естественном состоянии фрагменты О и М сфагновых болотных участков	Не выявлены	Осушено в начале 20 века, уникальный природно-исторический памятник лесной мелиорации Карелии. Входит в состав федерального зоологического заказника «Олонецкий»
47	Кохтусуо, Олонецкий	821	М травяно-сфагновый, О пушицево-сфагновый	Не выявлены	„
48	Левотсуо, Олонецкий	943	М травяно-сфагновый, О сфагновый грядово-мочажинный	<i>Epipogium aphyllum</i> (в охранной зоне памятника)	Типичная болотная система Олонецкой равнины. Ягодник клюквы
49	Чилим-болото, Олонецкий	608	О сфагновый грядово-мочажинный	Не выявлены	„
50	У реки Олонка, Олонецкий	42	МО пушицево-сфагновый, М травяно-сфагновый, южнокарельский аапа	Не выявлены	Уникальная болотная система в ландшафте береговых валов и дюн побережья Ладожского озера. Местонахождения сфагновых сообществ с <i>Molinia caerulea</i> , редких в южной Карелии
51	Терга, Олонецкий	44	М травяно-сфагновый	Не выявлены	Охрана разнообразия мезотрофных приречных болот Олонецкой равнины
52	Ковера, Олонецкий	14	О сосново-кустарничково-пушицево-сфагновый	Не выявлены	Объект мониторинга динамики растительного покрова олиготрофных болот под воздействием антропогенного фактора
53	Лебяжье, Олонецкий	700	О сфагновый кочковато-равнинно-мочажинный	Не выявлены	Охрана разнообразия болотных систем южной Карелии, места гнездования птиц и их остановок во время миграций
54	Новиковское, Олонецкий	32	О кустарничково-пушицево-сфагновый	Не выявлены	Ягодник клюквы
55	Медвежье, Олонецкий	131	О сфагновый кочковато-равнинно-мочажинный	Не выявлены	Ягодник клюквы

МОНИТОРИНГ И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

1	2	3	4	5	6
56	У озера Медвежье, Олонецкий	15	МЕ древесно-ивово-травяно-сфагновый	Не выявлены	Охрана разнообразия мезоевтрофных болот
57	Поручейное, Олонецкий	158	О кустарничково-сфагновый	„	Ягодник клюквы
58	Михайловское, Олонецкий	29	О кустарничково-сфагновый	„	„
59	Колонзозерское, Олонецкий	121	О кустарничково-пушицево-сфагновый	„	Охрана разнообразия олиготрофных болот озерного происхождения. Ягодник клюквы
60	У озера Утозеро, Олонецкий	24	М травяно-сфагновый	„	Охрана разнообразия мезотрофных болот озерного происхождения. Ягодник клюквы
61	Папинойя, Олонецкий	99	М травяно-сфагновый	„	Охрана разнообразия лесо-болотных и водно-болотных комплексов южной Карелии
62	У озера Нурдас, Олонецкий	454	О сфагновый грядово-мочажинный, М травяно-сфагновый	„	Типичная болотная система южной Карелии. Ягодник клюквы
63	У озера Волгигламби, Олонецкий	278	О сфагновый грядово-мочажинный, М травяно-сфагновый	„	„
64	Сулансуо, Суоярвский	125	Среднекарельский аапа	„	Охрана разнообразия болот аапа типа. Имеются стратиграфические разрезы
65	Аконъярвское, Суоярвский	68	О кустарничково-пушицево-сфагновый	„	Ягодник клюквы
66	Озовое, Суоярвский	79	О сфагновый грядово-мочажинный	„	Ягодник клюквы и морошки
67	Южно-Габозерское, Кондопожский	228	О сосново-кустарничково-пушицево-сфагновый, М травяно-сфагновый	„	Охрана разнообразия болот приозерных котловин. Ягодник клюквы
68	У деревни Вендюры, Кондопожский	1115	О сфагновый грядово-мочажинный, М травяно-сфагновый	„	Ценный ягодник клюквы и морошки
69	Шубинское, Кондопожский	22	О пушицево-сфагновый, М травяно-сфагновый	„	Ягодник крупноплодных форм клюквы
70	Пигма, Кондопожский	525	МЕ древесно-травяно-сфагновый, Е травяно-сфагново-гипновый	<i>Epipactis palustris</i> , <i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Уникальный природный объект с ключевыми буграми. Места произрастания редких растений. Имеются стратиграфические разрезы
71	Разломное, Кондопожский	39	МЕ травяно-сфагново-гипновый	<i>Epipactis palustris</i> , <i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Уникальная по генезису и растительности болотная система. Имеются спорово-пыльцевые диаграммы, стратиграфические разрезы, датировки по ¹⁴ C
72	Пала, Кондопожский	204	Среднекарельский аапа	<i>Epipactis palustris</i> , <i>Malaxis monophyllos</i>	Ценный природный объект с богатой флорой.
73	Конье, Кондопожский	86	МЕ травяно-сфагново-гипновый	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Охрана разнообразия болот мезоевтрофного типа
74	У озера Эльмус, Кондопожский	1918	О сфагновый грядово-мочажинный	Не выявлены	Типичная болотная система южной Карелии. Ягодник клюквы и морошки
75	Дикино, Кондопожский	213	Среднекарельский аапа	<i>Epipactis palustris</i>	Типичное болото среднекарельского аапа типа

Глава 5. СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ

1	2	3	4	5	6
76	Комарницкое, Медвежьегорский	510	Илексо- водлозерский аапа	Не выявлены	Охрана разнообразия болот илексо- водлозерского аапа типа на запад- ной границе их ареала. Ягодник клюквы, места обильного произра- стания лекарственных растений – вахты трехлистной и сабельника болотного
77	Калегубское, Медвежьегорский	168	МЕ травяно- сфагново- гипновый	<i>Epipactis palustris</i>	Типичное мезоевтрофное травяно- сфагново-гипновое болото сельго- вого ландшафта. Обильно произрастают лекарственные растения: сабельник болотный
78	У озера Леликозеро, Медвежьегорский	200	О кустарничково- пушицево-сфагно- вый	Не выявлены	Ягодник клюквы
79	По реке Лельречка, Медвежьегорский	95	М березово- сосново-травяно- сфагновый	„	Типичное мезотрофное болото с пойменными участками, большая популяция <i>Ligularia sibirica</i> .
80	Замошье, Медвежьегорский	178	МЕ травяно- сфагновый	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Типичное мезоевтрофное болото Заонежья с богатой флорой. Входит в состав федерального заказника «Кижский»
81	У губы Петриково, Медвежьегорский	43	МЕ травяно- сфагновый	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	„
82	У деревни Боярщина, Медвежьегорский	24	МЕ травяно- сфагновый	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	„
83	Ален-болото, Сегежский	259	М травяно- сфагновый	Не выявлены	Ягодник клюквы
84	Савороженское, Сегежский	560	М травяно- сфагновый	„	Ягодник клюквы
85	Тикша, Муезерский	531	О сфагновый гря- дово-мочажинный, северо-карельский аапа	„	Типичная болотная система северной Карелии. Ягодник клюквы
86	Шомба, Кемский	365	Северокарельский аапа	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Географический вариант аапа болот. Ягодник клюквы и морошки
87	Заповедное, на границе Кале- вальского и Кем- ского районов	1361	О сфагновый гря- дово-мочажинный, северо-карельский аапа	<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	Типичная болотная система север- ной Карелии. Ягодник клюквы и морошки

Примечание. * Е – евтрофный (низинный), М – мезотрофный (переходный), О – олиготрофный (верховой), Д – дис-
трофный

В конце 1990-х гг. нами (Антипин, Кузнецов, 1998) были выделены более 200 ценных болот-
ных массивов площадью около 300 тыс. гектаров (типичные и уникальные, а также болота-ягодни-
ки), нуждающиеся в юридической охране в составе ООПТ различного статуса и категории (табл. 3).
Эти предложения, основанные на современных знаниях болотной биоты региона, включены «Науч-
ное обоснование развития сети особо охраняемых природных территорий в Республике Карелия»
(Научное обоснование..., 2009). Перечень мероприятий, изложенных в «Научном обосновании»,
позволяет существенно оптимизировать реализацию утвержденной Правительством Республики
Карелия в 2007 году «Схему территориального планирования Республики Карелия». Сеть намечен-
ных ООПТ, в основном комплексных заказников, достаточно равномерно покрывает территорию
республики. Болотные экосистемы представлены в разной мере практически на всех планируемых
ООПТ, имеющих значительные площади. Так ряд ценных болот вошли в состав проектируемых

ландшафтных заказников «Гридино» (северо-восточное побережье Белого моря) и «Чукозеро» (восточная Карелия, на границе с Архангельской областью), научные обоснования на создание которых переданы в Министерство сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия и проходят согласования.

Т а б л и ц а 3
Планируемые под охрану болота Карелии

Административный район, горсовет	Болотные объекты		Доминирующий тип болотных массивов
	количество	общая площадь, га	
Лоухский	26	20 500	Е и МЕ травяно-гипновый, Е и МЕ древесно-травяно-моховой, северокарельский аапа.
Калевальский	12	31 000	М травяно-сфагновый, северокарельский аапа
Кемский	6	40 700	Д грядово-мочажинный, О сфагновый грядово-мочажинный, северокарельский аапа
Костомукшский	13	6 500	М травяно-сфагновый, северокарельский аапа
Муезерский	18	28 900	М травяно-сфагновый, М травяно-сфагновый грядово-мочажинный
Беломорский	8	55 700	Д грядово-мочажинный, О сфагновый грядово-мочажинный,
Сегежский	8	35 400	О сфагновый грядово-мочажинный, МО травяно-сфагновый, среднекарельский аапа
Суоярвский	36	43 400	М и МО травяно-сфагновый, О сосново-кустарничково-пушицево-сфагновый
Медвежьегорский	27	36 200	МО кустарничково-травяно-сфагновый, Е и МЕ травяно-гипновый, среднекарельский аапа
Кондопожский	22	5 600	М и МЕ травяно-гипновый, М и МЕ древесно-травяно-моховой
Сортавальский	1	1 300	МО кустарничково-травяно-сфагновый
Олонецкий	5	800	М травяно-сфагновый
Пряжинский	9	2 700	О сфагновый грядово-мочажинный, М травяно-сфагновый
Прионежский	2	800	МО кустарничково-травяно-сфагновый
Пудожский	26	7 900	О сфагновый грядово-мочажинный, М травяно-сфагновый
ВСЕГО	219	317 400	

Для охраны небольших, но уникальных болот (площадь менее 200–300 га), в первую очередь это евтрофные (низинные) болота с ключевым питанием и богатой флорой, намечено создание болотных памятников природы. В границы этих памятников будет включаться 100–200-метровая охранный зона. Такие болота приурочены к районам распространения основных и карбонатных пород, тектоническим трещинам, иногда они развиваются у подножия озоз.

Актуальным остается охрана болот со значительными ресурсами ягод, которые активно собираются населением. Болота-ягодники эффективнее сохранять как памятники природы. Охраняемый статус должны иметь приозерные и приречные болота, образующие вместе с водоемами водно-болотные угодья (ВБУ). Здесь важной задачей является выявление наиболее ценных ВБУ, отвечающим природоохранным критериям международной Рамсарской конвенции, подписанной Россией. В Перспективный список ВБУ Российской Федерации, имеющих международное значение уже включены три болотные системы Карелии: Юпяужсуо, региональный болотный памятник «Болото Важинское» и региональный болотный заказник «Болото у с. Нюхча» (Водно-болотные ..., 2000).

Реализация программы оптимизации сети ООПТ Карелии позволит сохранить не менее 15–20 % болот республики, в достаточной мере характеризующих разнообразие болотной биоты региона. Многие охраняемые болота можно использовать как объекты рекреации, научного и экологического туризма.

ЛИТЕРАТУРА

- Антипин В. К., Кузнецов О. Л. Охрана разнообразия болот Карелии // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 10–30.
- Антипин В. К., Токарев П. Н. Охраняемые болота Карелии. Петрозаводск: КарНЦ АН СССР, 1991. 46 с.
- Антипин В. К., Токарев П. Н. Болота – памятники природы Карелии // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 738–742.
- Боч М. С., Мазинг В. В. Список болот европейской части СССР, требующих охраны // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1134–1196.
- Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб, 1993. 223 с.
- Водно-болотные угодья России. Т. 3. Водно-болотные угодья, внесенные в Перспективный список Рамсарской конвенции / Под ред. В. Г. Кривенко. М.: Wetland International, 2000. 490 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2008 году. / Гл. ред. А. Н. Громцев. Петрозаводск: Карелия, 2009. 288 с.
- Красная книга природы Ленинградской области. Т. 1. Особо охраняемые природные территории. СПб, 1999. 349 с.
- Кузнецов О. Л. Охрана разнообразия растительного покрова болотных экосистем Республики Карелия: состояние и задачи // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразнообразия. Матер. Всероссийской конференции (Вологда, 24–28 ноября 2008). Вологда, 2008. С. 290–293.
- Кузнецов О. Л., Антипин В. К., Грабовик С. И., Дьячкова Т. Ю., Токарев П. Н. Растительные ресурсы болот Карелии // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 195–201.
- Медведева В. М. Формирование лесов на осушенных землях среднетаежной подзоны. Петрозаводск, 1989. 168 с.
- Научное обоснование развития сети особо охраняемых природных территорий в Республике Карелия. Петрозаводск, КарНЦ РАН, 2009. 112 с.
- Нестеренко И. М. Мелиорация земель Европейского Севера СССР. Л.: Наука, 1979. 360 с.
- Ниценко А. А. Об охране природы на Северо-Западе СССР // Науч. докл. Высшей школы. Биол. Науки. 1962. № 2. С. 23–27.
- Пьявченко Н. И. Лесное болотоведение. М.: Наука, 1963. 192 с.
- Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. Вологда, 1993. 255 с.
- Таскаев А. И., Гладков В. П., Дегтева С. В., Алексеева Р. Н. Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1996. 36 с.
- Цыба М. М. Осушение и сельскохозяйственное освоение болот в Нечерноземной зоне (исторический очерк). Петрозаводск: КарНЦ АН СССР, 1990. 100 с.
- Юрковская Т. К. География и картография растительности болот европейской России и сопредельных территорий. СПб, 1992. 255 с.
- Aapala K., Heikkilä R., Lindholm T. Protecting the diversity of Finnish mires // Peatlands in Finland. (ed. H. Vasander). Helsinki, 1996. P. 45–49.
- Botch M. Mire protection in the north of European Russia // Oulanka reports. Oulu. 1996. 16. P. 101–103.

5.2. НЕКОТОРЫЕ ЗАПОВЕДНЫЕ ВОДОЕМЫ КАРЕЛИИ И ИХ РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ

В настоящее время отмечены значительные изменения в пресноводных экосистемах, которые происходят под влиянием, как климатических факторов, так и хозяйственной деятельности человека. В результате наблюдается перестройка структуры водных сообществ, в том числе и рыбного населения. Исследованиями установлено, что в последние годы резко сокращается численность миноговых, лососевых и сиговых видов (Соколов, Решетников, 1997; Павлов и др. 1999 и др.). Важную роль в сохранении пресноводных экосистем и уменьшении влияния на них антропогенных факторов играют заповедники, национальные парки и другие, особо охраняемые природные территории.

В Карелии еще сохранились водоемы, находящиеся практически в естественном состоянии, но либо не изученные, либо изученные недостаточно. В Северной Карелии это малые озера нацио-

нального парка «Паанаярви», в Средней Карелии – Толвоярвская группа озер ландшафтного заказника «Толвоярви» и оз. Тулос в национальном парке «Тулос».

В национальном парке «Паанаярви» исследовали малые озера Нижний и Верхний Нерис, Кивакламп, Исо-Пиртиярви, небольшие лесные ламбы – Безымянное, Селькярви (рис. 4). О рыбном населении этих водоемов имеются лишь самые общие сведения (Махров, Ильмаст, 1995; Первозванский, Шустов, 1999; Стерлигова и др., 2005; Huusko at. al., 1993; Shystov at al., 2000).

Озера Верхний и Нижний Нерис небольшие по площади 0,17 км² и 0,21 км², довольно глубокие с максимальными глубинами, соответственно 13 м и 15 м, средними – 6 и 4 м. Соединяются между собой протокой, из оз. Нижний Нерис вытекает речка Силтайоки, впадающая в р. Оланга. Отношение прозрачности к средней глубине (0,9 оз. В. Нерис и 1,5 Н. Нерис), косвенно указывает на преобладание бентотрофных процессов в оз. Н. Нерисе и планктотрофных – в В. Нерисе (Китаев, 1984).

Воды озер чистые, с высокой прозрачностью 5,2–6,0 м, активной реакцией воды близкой к нейтральной (рН–6,2–6,7), с низкими показателями цветности 5–12° и перманганатной окисляемостью–4,5–8,4. По солевому составу воды озер относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу с общей суммой ионов 33–52 мг/л что, однако, для условий Карелии является несколько выше средних величин. Содержание общего фосфора колебалось от 0,005 до 0,014 мг/л, азота – от 0,29 до 0,48 мг/л.

По уровню развития зоопланктона со средней летней биомассой 0,7 и 0,8 г/м³ оба водоема можно отнести к β – олиготрофному типу (Китаев, 1984). Индекс видового разнообразия Шеннона колеблется в пределах от 1,4 (Н. Нерис) до 1,8 (В. Нерис).

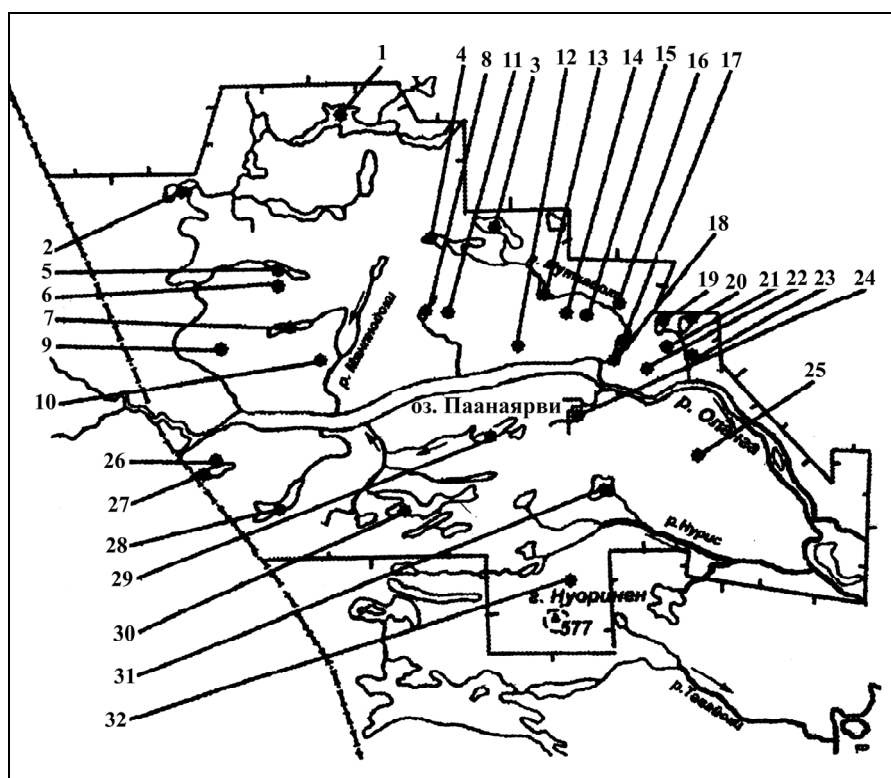


Рис. 4. Карта-схема расположения озёр национального парка «Паанаярви».

1 – Исо-Сиеппиярви; 2 – Кауттиоярви; 3 – Нупарви; 4 – Пиени-Нупарви; 5 – Исо-Роваярви; 6 – Пиени-Роваярви; 7 – Хейкинярви; 8 – Тунтурилампи; 9 – Слокламп; 10 – Раккутунтурилампи; 11 – Соммакколамп; 12 – Ломаламп; 13 – Муткаламп; 14 – Исо-Вараламп; 15 – Кивиламп; 16 – Пихляярви; 17 – Астерварви (нижн.); 18 – Астерварви (верх.); 19 – Вехний Нерис; 20 – Нижний Нерис; 21 – Каккурилампи; 22 – Ламба 1 км вост. Паанаярви; 23 – Валкярви; 24 – Лохилампи; 25 – Кивакламп; 26 – Безымянное; 27 – Исо-Пиртиярви; 28 – Сювясалмиярви; 29 – Исо-Нериярви; 30 – Селькярви; 31 – Ювяярви; 32 – Кауниярви

Таблица 4
Видовой состав рыб малых озер национального парка «Паанаярви»

Озера	Кум-жа	Голец	Сиг	Ряпушка	Хариус	Щука	Плотва	Гольян	Окунь	Ерш	Налим	Число видов
Исо-Сиеппиярви	+	–	+	+	–	+	–	–	+	–	+	6
Кауттиоярви	+	–	+	–	–	+	–	–	+	–	+	5
Нупаярви	+	+	+	–	–	–	–	–	+	–	+	5
Пиени-Нупаярви	+	+	+	–	–	–	–	–	+	–	+	5
Исо-Роваярви	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Пиени-Роваярви	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	2
Хейкинярви	+	+	+	–	–	–	–	–	+	–	–	4
Тунтурилампи	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	2
Слоклampi	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Раккутунтурилампи	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Пихлаярви	+	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	3
Кивилампи	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	2
Муткалампи	+	+	+	–	–	–	–	–	+	–	–	4
Ломалампи	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Астерваярви (верхн.)	–	–	+	–	–	+	–	–	+	–	–	3
Астерваярви (нижн.)	–	–	+	–	+	+	–	–	+	–	–	4
Соммаколампи	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Исо-Варалампи	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Каккурилампи	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	2
Верхний Нерис	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	3
Нижний Нерис	+	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–	4
Валкаярви	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Ламба, 1 км восточнее Паанаярви	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	1
Исо – Пиртиярви	+	–	+	–	–	–	–	–	+	–	+	4
Безымянное	+	–	+	–	–	–	–	–	+	–	+	4
Сювясалмиярви	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	2
Исо – Нерийсярви	+	+	+	–	–	+	–	–	+	–	–	5
Лохилампи	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	2
Селькярви	–	–	+	+	–	+	–	–	+	+	+	6
Ювяярви	–	–	+	–	–	+	–	–	+	–	–	3
Киваклампи	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	2
Каунисярви	+	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	3

Примечание. + – наличие вида, – – отсутствие.

Ихтиофауна озер представлена 4 видами: малотычинковый сиг *-Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), голец – *Salvelinus alpinus* (L.), форель – *Salmo trutta* (L.) и единственным представителем карповых – гольяном – *Phoxinus phoxinus* (L.), распространенным по всему Северу. К списку видов рыб, составленному ранее (Махров, Ильмаст, 1995) нами добавлен гольян (табл. 4). Озера, сохранившие послеледниковое сообщество лососевых рыб, в Карелии встречаются крайне редко. Все выловленные рыбы относились к двум фаунистическим комплексам арктическому пресноводному (сиг, голец), и бореальному предгорному (форель, гольян). В опытных уловах обоих озер доминировали малотычинковые сики с числом жаберных тычинок от 18 до 22 (в среднем 19). Длина сигов в оз. Верхний Нерис колебалась от 17 до 38 см (в среднем – 26,5 см), масса от 48 до 665 г. (в среднем – 200 г). В уловах отмечено равное количество самок и самцов. Возрастной состав рыб варьировал от 1+ до 10+, с преобладанием в Верхнем Нересе рыб 4+–7+, в Нижнем Нересе – 2+–3+. Сики озера В. Нерис обладают медленным линейно-весовым ростом. Так, в возрасте 1+ сиг имел длину 17 см, массу 48 г, в 2+ – 21 см, 95 г, в возрасте 10+ – 37,5 см и 665 г (табл. 5). Половозрелые сики имели возраст 3+, длину 22–23 см.

Таблица 5
 Линейно-весовой рост сига

Возраст	Длина (ас), см		Масса, г		Число рыб, экз.
	колебания	средняя	колебания	средняя	
Оз. Верхний Нерис					
1+	–	17	–	48	1
2+	20,2–22,0	21	70–120	95	14
3+	22,5–23,0	23	115–140	128	4
4+	23,5–26,3	25	120–205	170	7
5+	26,6–27,2	27	215–230	220	3
6+	27,7–30,0	29	250–290	270	11
7+	28,6–32,0	30	285–350	320	8
8+	–	–	–	–	–
9+	–	34	–	500	1
10+	–	38	–	665	1
Оз. Нижний Нерис					
1+	–	19	–	90	1
2+	23,7–27,0	25	180–240	202	9
3+	32,0–33,7	33	490–630	520	6
4+	–	–	–	–	–
5+	–	–	–	–	–
6+	41,7–42,5	42	1000–1180	1120	3
7+	–	44	–	1380	1
8+	44,3–45,2	45	1435–1550	1480	3

Сиги озера Нижний Нерис были крупнее, их длина варьировала от 19 до 45 см (в среднем 33,5 см), масса – от 90 до 1560 г (в среднем 600 г). Выловленные рыбы имели возраст от 1+ до 8+ и преобладали особи в возрасте 1+ – 3+ (70 %). Сиг обладает высоким темпом роста. Так, в возрасте 1+ сиг имел длину 19 см, массу 90 г, в 2+ – 25 см и 202 г, а в возрасте 8+ – 45 см и 1480 г, что, вероятно, связано с наличием высококалорийной пищи (крупные амфиподы) в данном водоеме (табл. 5). Созревают самцы сига в возрасте 2+ при длине 24 см, самки 3+ при длине 33 см. Неполовозрелые особи в обоих водоемах составляли около 30 %.

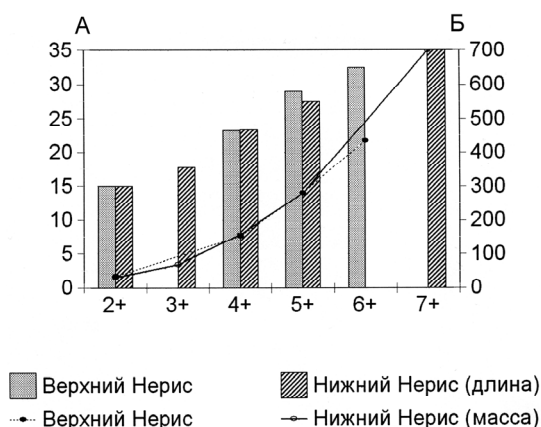


Рис. 5. Линейно-весовой рост форели. По оси абсцисс – возраст, лет; по оси ординат А – длина (ас), см; по оси ординат Б – масса, г.

Для форели, обитающей в озерах Нерис, характерна окраска свойственная ручьевой форели. В Верхнем Нерисе длина, выловленной форели колебалась от 15,0 до 32,5 см (в среднем 25,0 см), масса – от 35 до 435 г (в среднем 180 г), в Нижнем Нерисе, соответственно, 15,0–27,5 см (в среднем 20,2 см), масса 32–280 г (в среднем 112 г). Нами не обнаружено разницы в росте у форели из обоих озер (рис. 5). По данным А. А. Махрова и Н. В. Ильмаста (1995) форель данных водоемов, вероятно, нерестится в озерах, что представляет значительный интерес, так как ранее был отмечен ее нерест

только в реках (Мельянцев, 1952). Авторы предполагают, что нересту форели способствуют благоприятные гидрологические условия и отсутствие в озерах окуневых рыб, которые поедают ее икру. Следует отметить, что в ручьях, впадающих в В. и Н. Нерис, обитает ручьевая форель, поэтому можно допустить, что часть ручьевой форели скатывается в озера и поднимается на нерест.

Гольцы отличаются значительным фенотипическим разнообразием и представляют интерес в плане изучения микроэволюции рыб (Мина, 1986; Савваитова, 1989). По мнению некоторых авторов (Герд, 1949; Мельянцев, 1952; Shystov et al., 2000) озерные гольцы (местное название – палия) в Карелии обитают преимущественно в больших и средних по площади водоемах. Практически во всех озерах они представлены только крупными хищными формами. Однако исследования природных ресурсов парка показали, что гольцы встречаются и в некоторых малых озерах (Махров, Ильмаст 1995; Первозванский, Шустов 1999; Стерлигова и др., 2005; Husko et al. 1993). Наши исследования подтвердили, что в оз. Верхний Нерис встречается карликовая форма гольца. Длина гольцов варьировала от 13,2 до 19,2 (в среднем 16,8 см), масса – от 12 до 60 г (в среднем 32 г). Рыбы имели возраст от 2+ до 5+ и отличались низким темпом роста. Так, трехлетки имели среднюю длину 14,0 см, четырехлетки 15,7, пятилетки 17,2, шестилетки 19,2 см и массу, соответственно 18 г, 30, 45 и 60 г. Половозрелые самки имели длину 16,5 см и 17,6 см, массу 35 и 48 г, возраст 3+- 4+ и абсолютную плодовитость соответственно 80 и 180 икринок. В опытных уловах В. Нериса встречена самка гольца, длиной 24 см, массой 155 г в возрасте 5+, в IV стадии зрелости половых продуктов и АП – 284 икринки.

В оз. Н. Нерис длина гольцов колебалась от 19,5 до 32,8 см (в среднем 26,0 см), масса 35 до 410 г (в среднем 208 г), возраст от 2+ до 6+. Темп роста выше, чем у гольцов в оз. Верхний Нерис. Выловлена одна половозрелая самка в возрасте 6+, длиной 33 см, массой 410 г, абсолютной плодовитостью 860 икринок.

Следует отметить, что темп роста сига, форели и палии в оз. Нижний Нерис выше, чем в оз. Верхний Нерис, что вероятно связано с его хорошей кормовой базой. Так, биомасса бентоса в оз. Н. Нерис ($1,9 \text{ г/м}^2$) больше в два раза, чем в оз. В. Нерис ($1,1 \text{ г/м}^2$), значительно выше также индивидуальная масса бокоплавов (17,5 мг, против 1,3 мг).

Общая рыбопродукция двух водоемов площадью 38 га (17 и 21 га) составляет 5–6 кг/га, а вылов около 1 кг/га, что равно 20 % годовой продукции рыб и на долю сига приходилось 80 %, форели – 12 % и палии – 8 %.

Таким образом, озера Нижний и Верхний Нерис по шкале трофности относятся к α - и β – олиготрофным. Они сохранили послеледниковое сообщество рыб, что редко для Карелии. Его очень легко разрушить, что вызывает необходимость их тщательной охраны.

Озеро Киваклампи также относится к малым водоемам. Оно расположено в 1,5–2,0-х км к северо-западу от горы Кивакка, имеет округло-удлиненную форму и юго-восточная часть озера значительно уже, чем северо-западная и центральная. Размеры озера (по карте) составляют 1,5 х 0,6 км. Озеро имеет сток (небольшой ручеек), который соединен с более крупным ручьем, а последний впадает в Пяозеро приблизительно в 3 км севернее устья р. Нурис.

Сведений о составе рыбного населения оз. Киваклампи нет. Как показал контрольный облов водоема, в нем встречены всего два вида рыб – сиг и кумжа.

Сиг представлен мелкой малотычинковой формой – *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), с числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге от 20 до 25, в среднем 22. Длина (ас) сигов (31 экз.) колебалась от 13,5 до 31,0 см, масса – от 25,5 до 375,0 г, средние показатели составили 21 см и 97 г соответственно. Возраст рыб варьировал от 1+ до 7+ лет, преобладали трех – пятилетки (2+ – 4+). Судя по развитию половых продуктов, сиг становится половозрелым в возрасте 3+ – 4+, при длине тела 20–22 см и массе 80–100 г. Нерест сига происходит не ранее октября. Наличие в литоральной зоне озера значительных участков дна, сложенных твердыми грунтами (мелкие валуны, гравий и галька) свидетельствует о том, что размножается сиг в озере и условия для его воспроизводства вполне благоприятные. Растет сиг достаточно равномерно (табл. 6). Незначительное снижение линейного прироста у рыб в возрасте 3+ и 4+ можно объяснить тем, что при достижении половой зрелости основная часть энергии пищи идет на формирование гонад, т.е. генеративный обмен превалирует над соматическим. В питании сигов в возрасте 2+ и старше отмечены личинки хироно-

мид, ручейников и мелкие двустворчатые моллюски. У самых мелких особей (1+) основу пищевого комка составляют планктонные организмы (дафнии, циклопы, босмины и голопедиум). Кроме них, единично встречены имаго воздушных насекомых.

Т а б л и ц а 6
Линейный и весовой рост сига оз. Киваклампи

Возраст, лет	Длина (ас), см		Масса, г		Число рыб, экз.
	колебания	среднее	колебания	среднее	
1+	13,5–13,7	13,6	25,5–29,5	27,5	2
2+	17,5–21,0	19,0	44–68	56	7
3+	19,5–23,0	21,4	75–98	86	11
4+	20,5–26,0	22,8	78–180	108	8
5+	25,5–27,5	26,5	160–202	181	2
7+	–	31,0	–	375	1

Кумжа в опытных уловах встречалась длиной (ас) 12,5–57,5 см и массой 19–2520 г (30 экз.). В первые годы жизни (2+ – 5+) кумжа растет довольно медленно, хотя колебания длины и особенно массы тела одновозрастных рыб существенны и достигают двух – четырехкратных значений. Наблюдаемое резкое ускорение темпа роста у особей старшего возраста, что очевидно, происходит в результате их перехода на хищный образ жизни (табл. 7). Выловлена одна половозрелая самка в возрасте 3+, длиной 19 см и массой 78 г и один половозрелый самец в возрасте 7+, длиной 57,5 см и массой 2520 г, который имел хорошо выраженный брачный наряд в виде характерного «крюка» на нижней челюсти. Окраска его была темная, чешуя глубоко погружена в эпителий кожи и сильно разрушена. Остальные рыбы были неполовозрелые.

Т а б л и ц а 7
Линейный и весовой рост кумжи оз. Киваклампи

Возраст, лет	Длина (ас), см		Масса, г		Число рыб, экз.
	колебания	среднее	колебания	среднее	
2+	12,5–19,3	15,9	19–80	50	11
3+	13,5–22,0	18,0	33–100	68	10
4+	22,5–27,3	25,6	105–200	163	3
5+	24,5–31,0	26,9	142–280	192	4
6+	–	43,5	–	885	1
7+	–	57,5	–	2520	1

Озеро Исо-Пирттиярви. Водоем расположен в западной части парка у границы с Финляндией. Размеры озера, определены по карте и составляют: длина около 2,5 км, ширина не более 0,4 км. Озеро вытянуто с запада на восток. В северо-восточном конце озера в него впадает небольшой ручей, вытекающий из маленькой лесной ламбушки. Из рыб в озере Исо-Пирттиярви обитают кумжа, сиг и окунь, по опросным данным, также налим, который встречается крайне редко.

Кумжа (5 экз.) имела длину (ас) от 31 до 37 см, массу – от 300 до 580 г, в возрасте 3+ – 5+. Самец в возрасте 3+ длиной 37 см и массой 580 г имел IV стадию зрелости гонад, что позволяет констатировать возможность его участия в нересте. Все остальные рыбы были неполовозрелые.

Сиг (5 экз.) имел длину (ас) от 43 до 49 см, возраст 8+ – +10. Сиг, обитающий в оз. Исо-Пирттиярви, относится к малотычинковой форме, представители которой встречаются во многих малых озерах.

Окунь (11 экз.) представлен рыбами только трех возрастных групп (6+ – 8+), длиной (ад) 23,5–26,0 см и массой от 180 до 270 г. Как более мелкие, так и более крупные особи в контрольных уловах отсутствовали. В возрасте 6+ длина окуня изменялась от 23,5 до 25 см, масса 180–250 г. У восьмилетних особей (7+) эти показатели составили 24,5–26 см и 190–270 г соответственно. Все рыбы были половозрелые. В питании окуней обнаружены гаммарусы и моллюски.

Озеро Безымянное. Это условно названное озеро (на карте оно не имеет названия), расположено в 0,3–0,4 км севернее оз. Исо-Пирттиярви. Оно имеет длину около 1 км, ширина его в цент-

ральной части достигает 350–400 м, а в западной не превышает 150–200 м. С юго-запада в озеро впадает небольшой ручеек, вытекающий из оз. Исо-Пирттиярви. По результатам контрольного облова выявлено, что в этом небольшом и мелководном водоеме обитают кумжа, сиг, окунь и налим. Выловленная кумжа (11 экз.) имела длину (ас) 24–36 см, массу 100–480 г, возраст- 3+ – 5+. Половая зрелость наступает в возрасте 3+. Минимальная длина впервые созревающих самок составляла 25 см, масса 150 г, самцов – 31 см и 270 г, соответственно.

Малотычинковый сиг (21–25 жаберных тычинок) имел исключительно высокие размерно-весовые показатели – максимально до 55 см длины и до 2,9 кг массы, предельный возраст 11 лет (4 экз.). Столь крупные экземпляры сига в обследованных малых озерах парка отмечены впервые за весь период наблюдений (1992–2003 гг.).

Окунь по численности занимает первое место в опытном улове, что позволяет говорить о доминирующем положении этого вида в составе рыбного населения озера. Длина исследованных рыб колеблется от 16,4 до 31,0 см, масса – от 40 до 490 г, возраст от трехлеток (2+) до одиннадцати (10+) с преобладанием пяти-семилеток. Половая зрелость, как самцов, так и у самок наступает в возрасте 4+ – 5+. По темпу роста окунь рассматриваемого водоема не отличается от популяций данного вида из других озер Национального парка.

Озеро Селькярви. Расположено к югу от Паанаярви на высоте 282 м над уровнем моря. Общая площадь озера 3,31 км², площадь водного зеркала 3,25 км², наибольшая длина 7,8 км, максимальная ширина 1,4 км. Из озера вытекает р. Селькяйоки, которая соединяет его с оз. Паанаярви. Ранее в озере были обнаружены сиг, окунь и щука. Как показал контрольный облов, в оз. Селькярви, помимо указанных выше видов, встречаются ряпушка и ёрш. Кроме того, в питании окуня была отмечена молодь налима, что позволяет включить и этот вид в число населяющих озеро рыб. По опросным данным, в Селькярви есть кумжа, но она, также как и плотва, в наших уловах отсутствовала.

Сиг в опытных уловах были представлены двумя формами с числом жаберных тычинок 19–25 – малотычинковые и 27–38 тычинок – среднетычинковые. Малотычинковые сиги имели длину 23–48 см, массу 100–1200 г, возраст от 4+ до 14+ лет. Судя по состоянию гонад, половая зрелость у этой формы сига наступает при длине 23–25 см и массе 100–120 г в возрасте 4+ – 6+. Другая форма сига, медленнорастущая, имела длину не более 25 см и массу 150–160 г. В уловах не встречены особи старше 8 лет.

Ряпушка, щука и ёрш в уловах встречались в небольших количествах и поэтому для получения полной биологической характеристики этих видов потребуются дополнительные материалы. Ряпушка, в отличие от сига, встречается в водоемах НП значительно реже и кроме оз. Паанаярви, обнаружена в оз. Пихлаярви, бассейн р. Муткайоки. Возможно, в ходе дальнейшего изучения, список озер парка, где обитает ряпушка, будет пополнен.

Ёрш в оз. Селькярви мелкий, длиной от 7,5 до 9 см в возрасте от 2+ до 6+ лет. Созревает на третьем году жизни, темп роста замедленный. Многочисленные литературные данные показывают, что при высокой численности ерш выступает в качестве пищевого конкурента для других бентосоядных рыб, в первую очередь, сиговых как потребитель их икры.

Окунь является в озере многочисленным видом. Длина (ад) исследованных рыб изменялась от 11 до 35,5 см, масса от 260 г до 650 г, максимальная продолжительность жизни составила 15 лет. Преобладали в пробе рыбы в возрасте 7+ и 8+. Условия для обитания окуня в Селькярви хорошие и растет он быстро. Окунь данного водоема может быть использован для спортивного рыболовства. Наиболее привлекательно и доступно посещение этого озера зимой при использовании снегоходов.

Таким образом, материалы наших исследований, дополненные литературными данными, дают возможность подвести некоторые итоги изучения рыбного населения малых озер Национального парка «Паанаярви» и особенностей распределения рыб. В таблице 4 приводятся данные по видовому составу рыб 32 малых водоемов парка. Анализ данных показывает, что всего в малых водоемах, расположенных на территории парка обитает 11 видов рыб. Наиболее широко распространен окунь, который отмечен в 87,5 % исследованных озер. Далее, в порядке убывания следует сиг и кумжа – 59 и 50 %. Эти три вида входят в состав «ядра» рыбной части сообщества рассматриваемых водоемов. Реже встречаются голец, налим и щука – 20–25 % озер. Остальные виды обнаруже-

ны только в отдельных водоемах. Общее число видов рыб, обитающих в конкретном водоеме, не превышает 6, чаще встречаются озера с 2–4 видами, и реже с одним – окунь. Преобладают рыбы арктически-пресноводного комплекса.

Водные экосистемы исследованных водоемов по шкале трофности относятся к α - и β – олиготрофным. В этих озерах сохранилось послеледниковое сообщество лососевых рыб, что редко как для Карелии, так и для всей северо-западной Европы. Эти рыбы являются отличным генетическим материалом и требуют тщательной охраны.

В Западной Карелии на территории ландшафтного заказника «Толвоярви» исследовали шесть озер – Толвоярви, Ала-Толвоярви, Юля-Толвоярви, Сариярви, Юриккаярви ($62^{\circ}16'$ с.ш., $31^{\circ}00'$ в.д.), и из национального парка «Тулос» на границе с Финляндией – оз. Тулос ($63^{\circ}03'$ с.ш., $30^{\circ}08'$ в.д.) (рис. 6). Озёра слабо изучены. Краткие сведения по оз. Толвоярви встречаются в справочнике «Озёра Карелии» (1959) и в тезисах Г. М. Носатовой и В. А. Швецово́й (1966). По остальным четырем озёрам данные отсутствуют.

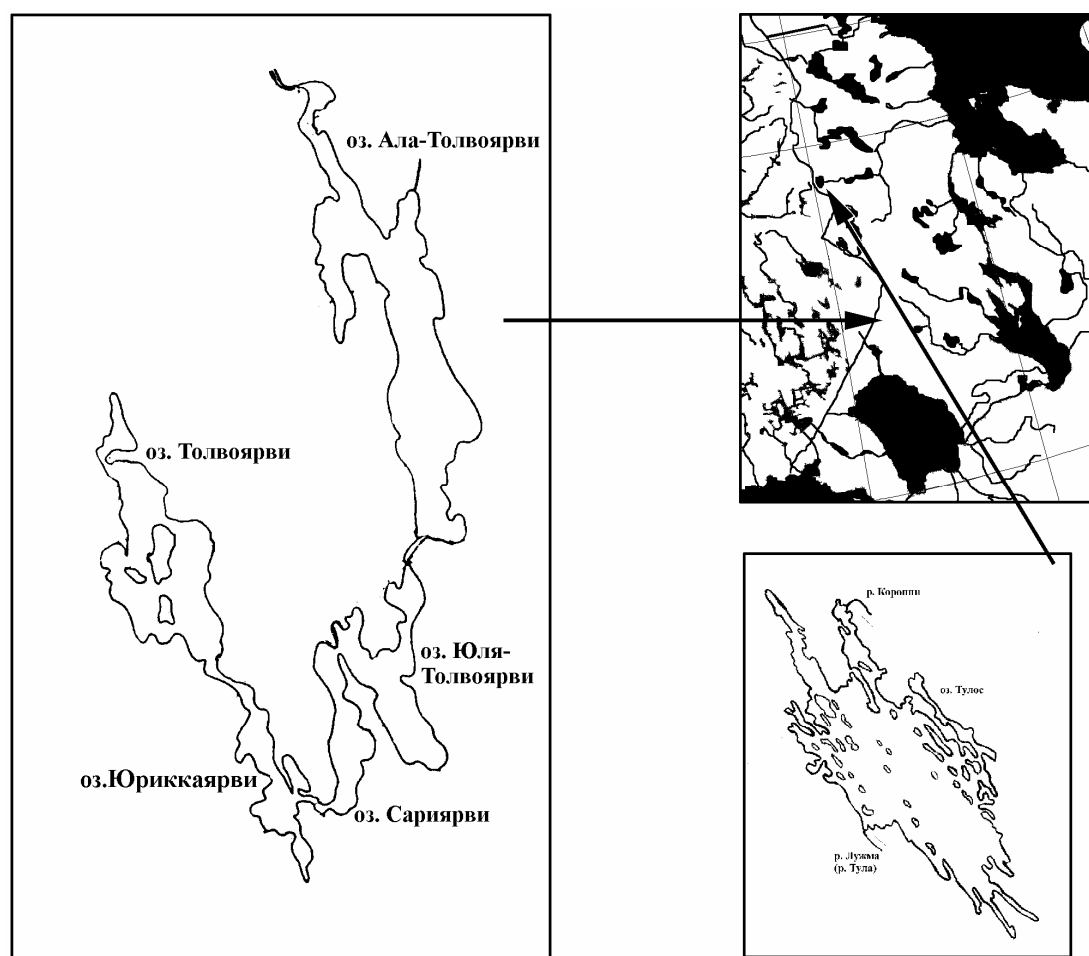


Рис. 6. Схема исследуемых водоёмов

Озеро Тулос упоминается в книге «Естественные и экономические условия рыбного промысла в Олонецкой губернии» (1915). Все эти водоемы до настоящего времени сохранились практически в естественном состоянии, так как их водосборная площадь слабо заселена, нет крупных промышленных предприятий, рыбозаводных ферм, на них ведется только любительский лов.

Озёра принадлежат к средиземноморской подобласти, балтийской провинции, невскому округу, бассейну Балтийского моря и зоне тайги (Берг, 1949). Водоемы образуют единую озерно-речную систему с высотой расположения 174 м над уровнем моря.

По площади от 2,08 – оз. Юриккаярви до 12,7 км² – оз. Ала-Толвоярви все они относятся к малым водоемам. Береговая линия слабо изрезана и не образует глубоких заливов. Большая часть дна покрыта илисто-песчаными грунтами – 60 %, железистые илы типа рудоносного песка и оолитовой руды составляют более 30 %.

По морфологии несколько отличаются оз. Тулос, которое расположено на высоте 157 м над уровнем моря, имеет развитую береговую линию, большое количество заливов и островов (141). Площадь озера – 109 км², максимальная глубина – 40 м, средняя – 13 м.

Воды исследуемых озёр имеют низкую минерализацию (10–11 мг/л) и слабоокислую реакцию среды (рН 6,2–6,6). Биомасса фитопланктона в оз. Толвоярви составила в среднем 0,15 г/м³ (0,07–0,23 г/м³), в оз. Тулос – 0,46 г/м³, биомасса зоопланктона в оз. Толвоярви в среднем по озеру достигала 1,68 г/м³, в оз. Тулос – 0,6 г/м³ (0,02–1,3 г/м³) с преобладанием копепоид, средняя биомасса бентоса – соответственно 2,35 г/м² и 0,4 г/м² (0,05–2,5 г/м²) с доминированием хирономид (Власова и др., 1998., Павловский, 1998; Чекрыжева, 1998; Ryabinkin et al., 1995). Очень низкий уровень содержания биогенных элементов при почти полном отсутствии нитратов, нитритов и фосфатов свидетельствует о слабой продуктивности водоемов. Озера Толвоярвской группы относятся к α-мезотрофным, а оз. Тулос – к олиготрофному с чертами α-олиготрофного (Китаев, 1984).

В озёрах заказника «Толвоярви» выловлено 11 видов рыб (7 семейств), в оз. Тулос – 14 (8 семейств) (Первозванский и др., 1998; Стерлигова и др., 1998). По сравнению с ранее полученными данными в состав ихтиофауны озёр группы Толвоярви включены елец и обыкновенный подкаменщик, а оз. Тулос – налим, уклейка, обыкновенный подкаменщик и елец (табл. 8).

Таблица 8

**Видовой состав рыб некоторых водоемов ландшафтного заказника «Толвоярви»
и проектируемого национального парка «Тулос»**

Семейства / вид	Толвоярви*	Юля-Толвоярви	Ала-Толвоярви	Сариярви	Юриккаярви	Тулос**
Сем. Salmonidae – лососёвые	–	–	–	–	–	–
<i>Salar salar</i> (L.) – атлантический лосось	–	–	–	–	–	+
<i>Salmo trutta</i> L. – кумжа	–	–	–	–	–	–
Сем. Coregonidae – сиговые	+	+	+	–	–	–
<i>Coregonus albula</i> (L.) – европейская ряпушка	–	–	–	+	+	+
<i>C. lavaretus</i> (L.) – (обыкновенный) сиг	–	–	–	–	–	+
Сем. Thymallidae – хариусовые	–	–	–	–	–	–
<i>Thymallus thymallus</i> (L.) – европейский хариус	–	–	–	–	–	+
Сем. Esocidae – щуковые	+	+	+	–	–	–
<i>Esox lucius</i> (L.) – обыкновенная щука	–	–	–	+	+	+
Сем. Cyprinidae – карповые	+	+	–	–	–	–
<i>Abramis brama</i> (L.) – лещ	+	–	–	–	+	+
<i>Alburnus alburnus</i> (L.) – уклейка	+	+	–	+	+	+
<i>Leuciscus idus</i> (L.) – язь	–	–	–	+	–	+
<i>Leuciscus leuciscus</i> (L.) – (обыкновенный) елец	+	+	+	+	–	+
<i>Rutilus rutilus</i> (L.) – плотва	–	–	–	+	+	+
Сем. Lotidae – налимовые	+	+	–	–	–	–
<i>Lota lota</i> (L.) – налим	–	–	–	–	+	+
Сем. Percidae – окунёвые	+	–	–	–	–	–
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.) – ерш	+	+	+	–	–	+
<i>Perca fluviatilis</i> L. – речной окунь	–	–	–	+	+	+
Сем. Cottidae – рогатковые	+	+	–	–	–	–
<i>Cottus gobio</i> L. – обыкновенный подкаменщик	–	–	–	+	–	+
ИТОГО	10	8	4	8	7	14

* По: Г. М. Носатова и Г. М. Шевцова (1966).

** По: «Естественные и экономические условия рыболовного промысла в Олонецкой губернии» (1915).

Наиболее многочисленными рыбами в озёрах Толвоярвской группы являлись окунь, плотва, ряпушка, а в оз. Тулос – сиг. Реже встречались щука, елец, ёрш и единично – уклейка, подкаменщик. Особая ценность этих водоёмов заключается в том, что в них обитают мелкая и крупная формы ряпушки *Coregonus albula* (L.) и две экологические формы сига *Coregonus lavaretus* (L.). На территории Карелии в бассейнах Белого моря, Онежского и Ладожского озёр европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.) отмечена в 332 водоёмах из 800 обследованных (Герд, 1949) и только в 60 озёрах обитает крупная форма ряпушки (Потапова, 1978). В Толвоярвской группе озёр сиговые рыбы представлены только крупной формой ряпушки *Coregonus albula* (L.). а в оз. Тулос – мелкой. Данные по линейно-весовому росту исследуемых ряпушек в сравнительно аспекте представлены табл. 9. Анализ данных показал, что они значительно отличаются по темпу роста, плодовитости и питанию.

Таблица 9
Линейно-весовой рост ряпушки в исследованных водоёмах

Водоем	Возраст					N	Источник
	0+	1+	2+	3+	4+		
Длина (ас), см							
Онежское озеро	–	11,0	12,7	13,9	14,8	–	Гуляева, Покровский, 1983
Лижемская губа Онежского озера	–	11,8	15,5	16,4	18,4	36	Наши данные, 1993
Тулос	–	8,4	11,3	12,0	13,8	14	Наши данные, 1997
Толвоярви	14,2	16,7	17,6	18,3	19,8	25	Наши данные, 1993
Ала-Толвоярви	14,0	17,8	18,7	20,1	21,2	59	Наши данные, 1994
Юля-Толвоярви	13,5	17,5	19,0	20,5	21,0	201	То же
Сариярви	–	–	18,7	20,4	–	17	« «
Масса, г							
Онежское озеро	–	9	18	21	26	–	Гуляева, Покровский, 1983
Лижемская губа Онежского озера	–	16	34	42	58	36	Наши данные, 1993
Тулос	–	6	14	17	22	14	Наши данные, 1997
Толвоярви	22	44	52	66	84	25	Наши данные, 1993
Ала-Толвоярви	26	57	78	94	128	59	Наши данные, 1994
Юля-Толвоярви	25	55	80	97	107	201	Наши данные, 1994
Сариярви	–	–	76	107	–	17	Наши данные, 1994

В оз. Тулос обитают две формы сига, различающиеся по числу жаберных тычинок: среднетычинковые – $x = 34$, $\text{lim. } 29\text{--}37$ и многотычинковые – $x = 54$, $\text{lim. } 47\text{--}60$ (рис. 7).

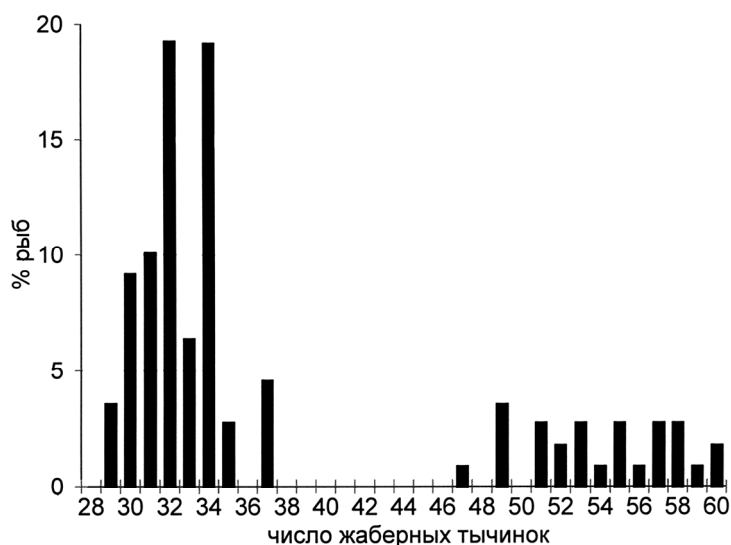


Рис. 7. Число жаберных тычинок сига озера Тулос

Основу уловов составляли среднетычинковые сиги (80 %). Рыбы значительно отличаются по линейно-весовым показателям (рис. 8), срокам созревания и плодовитости.

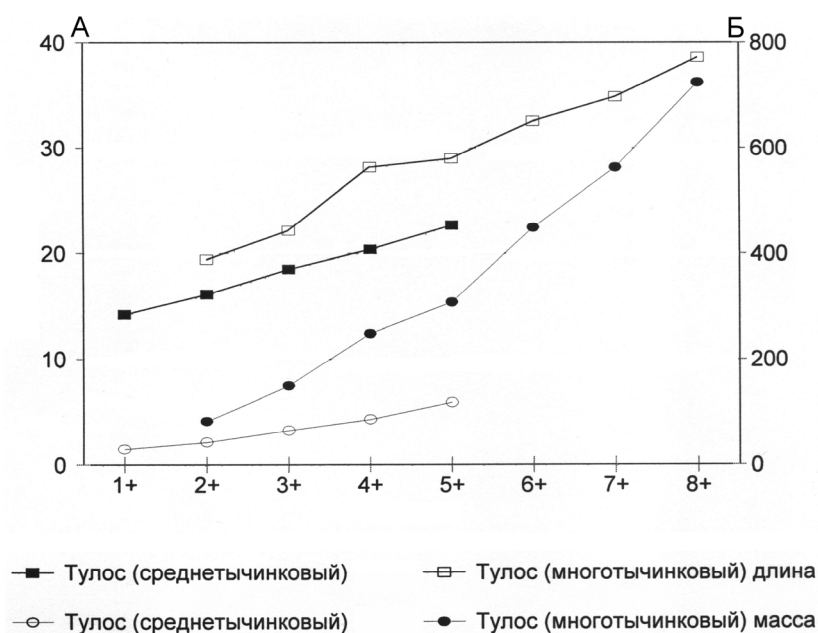


Рис. 8. Линейно-весовой рост средне- и много тычинковых сегов озера Тулос. По оси абсцисс — возраст, лет; по оси ординат А — длина (ас), см; по оси ординат Б — масса, г.

Среднетычинковые сиги созревают в массе в возрасте 2+, единично в 1+. Самая маленькая половозрелая самка сига в возрасте 1+ имела длину 13,5 см, массу 25 г, абсолютную плодовитость 995 икринок, относительную 40, а самая крупная самка имела возраст 4+ лет, абсолютную плодовитость — 2760 икринок, относительную — 31.

Многотычинковые сиги созревают в возрасте 5+ — 6+ лет (самцы) и 7+ лет (самки). Абсолютная плодовитость самки в возрасте 7+ лет составила 16040 икринок, относительная — 27, в возрасте 8+ лет соответственно 17600 и 24.

Озеро Толвоярви, в 60-х годах по определению Г. В. Мельянцева (1959), относилось ряпушко-лещовому типу, а в настоящее время, по нашему мнению оно ближе к окунево-плотичному типу с доминированием рыб бореально-равнинного комплекса. Озеро Тулос, по нашим материалам, водоём сигово-ряпушковый, где значительную роль играют рыбы арктического пресноводного комплекса (табл. 8).

Таким образом, в результате наших работ в рассматриваемых заповедных озерах Западной Карелии пополнился видовой состав (10–14 в каждом озере) и число экологических форм (2 сиг и 2 ряпушки). Установлено, что из исследованных водоемов исчезают лососевые рыбы (сем. *Salmonidae*), кроме лосося озера Тулос. Сиг, в обследованных нами озерах встречен только в озере Тулос и представлен двумя формами (среднетычинковый и многотычинковый), которые характерны и для некоторых других водоемов Карелии, Финляндии и Швеции. Рыбы арктического пресноводного комплекса составляют 35 % по биомассе. На первое место по биомассе выходят представители бореально-равнинного комплекса — 60 %. К уже имеющимся видам здесь добавляются новые — плотва, елец, язь, ерш. Основу ядра рыбного населения озер составляют окунь, плотва и сиг. Общая ихтиомасса рыб в озерах колеблется от 20 до 50 кг/га.

Полученные данные по рыбному сообществу на охраняемых территориях можно использовать как эталонные для оценки состояния водных экосистем. Рыбы, в силу своих биологических особенностей, являются наиболее подходящими объектами исследования, позволяющими оценить процессы изменений в водных экосистемах.

ЛИТЕРАТУРА

Список литературы к разделу 5.2. «Некоторые заповедные водоемы Карелии и их рыбное население» можно посмотреть в Главе 3 – «Фауна водных экосистем»

5.3. ОХРАНА РЕДКИХ ВИДОВ ПТИЦ И ООПТ

Одним из путей охраны редких видов птиц служит создание охраняемых природных территорий на местах размножения гнездящихся, или на местах концентрации пролетных видов. К настоящему времени на территории Карелии находится 224 ООПТ, суммарной площадью около 1029,5 тыс. га, или 5,75 % от общей площади Республики (Научное обоснование..., 2009). **Несмотря на большое число и значительную площадь, этих ООПТ, среди них нет ни одной, предназначенной специально для охраны птиц, хотя в Карелии выявлено 10 ключевых орнитологических территорий международного значения**, играющих важную роль в сохранении и воспроизводстве популяций ряда птиц Европы (Ключевые орнитологические территории..., 2000).

В размещении ряда редких и уязвимых видов, гнездящихся на территории Карелии, отмечается отчетливое тяготение к охраняемым природным территориям. В частности, это такие урбофобные птицы, как беркут, скопа, орлан-белохвост, сапсан, филин. Все они явно предпочитают ООПТ с их высокоствольными лесными массивами. Концентрация населения многих уязвимых птиц наблюдается также в приграничной полосе лесов между Россией и Финляндией, в максимальной степени сохраняющих черты первобытных таежных ландшафтов. У беркута, кроме того, наблюдается отчетливо выраженная приуроченность к горно-лесным местностям Западно-Карельской возвышенности и хребта Маанселькя.

Для крупных хищных птиц (беркут, скопа, орлан-белохвост) лимитирующим фактором в настоящее время выступает недостаток мест гнездования: массивные гнезда эти птицы устраивают на старых высоких деревьях с мощными кронами. В лесах Карелии в связи с интенсивными рубками леса в недалеком прошлом и в настоящем таких деревьев остается все меньше, и охрана участков старовозрастных лесов, сохранившихся в Республике и за пределами ООПТ, благоприятно скажется и на популяциях этих видов.

В группу птиц, сравнительно хорошо представленных на охраняемых территориях (40–50 % карельской популяции или более), входят также – чеграва и кулик-сорока (материковый подвид), значительная часть этих птиц гнездится на территории природного парка «Валаамский архипелаг». Благодаря малочисленности популяций и специфике выбора местообитаний охрана этих видов на местах гнездования, на основе выделения необходимого количества охраняемых территорий, не вызывает особых затруднений.

В противоположность этому, ряд редких видов птиц южного происхождения (степной лунь, змееяд, большой подорлик) предпочитают гнездиться в антропогенно трансформированных местообитаниях – на сельхозугодьях, вырубках и молодняках, в богатых вторичных лесах. Некоторые малочисленные виды сравнительно регулярно, или эпизодически встречаются на обширной территории Карелии, не отдавая предпочтения какому-либо типу ландшафтов, – такие виды гнездятся на ООПТ с такой же плотностью, как и на неохраняемых территориях.

В группу видов, слабо представленных на ООПТ республики, входят большой подорлик и серый сорокопут. Большинство территориальных пар большого подорлика сосредоточены в сильно заболоченных местностях бассейна р. Шуи, который почти не охвачен современной сетью ООПТ. Серый сорокопут, как и близкие к нему кочующие виды – ястребиная и болотная совы, полевой лунь и другие, гнездятся на ООПТ, как правило, в годы массовых вспышек размножения мышевидных грызунов; однако и в этом случае выбирает периферийные зоны охраняемых территорий, граничащие с вырубками, молодняками, болотами и сельхозугодьями.

Таким образом, из 13 гнездящихся или вероятно гнездящихся на территории Карелии птиц, 6 видов слабо представлены на сети ООПТ, или защищены ими в минимальной степени. В отношении этих видов существующая система ООПТ, даже в усовершенствованном виде, недостаточна для налаживания эффективной охраны и поддержания устойчивости популяций.

Следует отметить, что современное состояние популяций ряда гнездящихся видов охраняемых птиц Карелии, занесенных как в региональную, так и в федеральную Красные Книги (скопы, орлана-белохвоста, беркута и серого сорокопута) находятся в удовлетворительном состоянии, и не требуют специальных дополнительных мер охраны, помимо предусмотренных законодательством Российской Федерации. Еще 4 вида гнездящихся птиц (большой подорлик, сапсан, кулик-сорока, чеграва и филин) довольно малочисленны, в силу этого состояние их популяций нестабильное и они требуют пристального внимания со стороны природоохранных структур и орнитологов. Последнее относится также и к редким, возможно гнездящимся (черный аист, змееяд, степной лунь, малая крачка) и залетным видам (белоногая гагара, горный гусь, краснозобая казарка, малый подорлик, белая лазоревка).

Из птиц, встречающихся на пролете, только популяция тундряного лебедя находится в относительно удовлетворительном состоянии, а 3 других вида – пискулька, черная казарка (атлантический подвид) и кречет, – крайне малочисленны и очень редки на территории Карелии.

В ближайшей перспективе, необходимо продолжить работы по выявлению мест концентрации фоновых и уязвимых видов на гнездовании и пролете, для организации новых охраняемых объектов. Но при этом следует заметить, что для многих видов одно только консервационное направление охраны природы не может обеспечить должного уровня защиты. Применительно к таким видам даже для достижения минимального критического порога представленности населения (15–20 % региональной популяции) потребовалось бы создание ООПТ и резервирование лесных массивов на огромных площадях. В подобной ситуации акценты должны смещаться на усиление общетерриториальных форм охраны экосистем и уязвимых видов, включая проведение мероприятий по рациональному природопользованию и оптимизации лесного хозяйства и лесозаготовительной деятельности, а также сельского хозяйства и ряда отраслей промышленности в интересах защиты птиц.

В качестве перспективных первоочередных мер по охране и повышению уровня численности и воспроизводства редких видов птиц Карелии предлагаются следующие мероприятия:

1. Оптимизация существующей сети ООПТ, в том числе создание охраняемых природных территорий на местах размножения редких видов птиц, или на местах их концентрации на пролете.

Сюда входит выявление и картирование мест гнездования птиц, занесенных в Красную книгу России и придание им статуса малых ООПТ (памятников природы, лесных участков, филиалов существующих ООПТ и т.д.), исключение этих участков из планов хозяйственной деятельности и мониторинг их состояния.

Для мигрирующих и останавливающихся на пролете водоплавающих птиц, включая редкие и залетные виды (малый лебедь, пискулька, краснозобая и черная казарки, горный гусь), действенным мероприятием является организация сезонных заказников на местах стоянок этих птиц.

Важными местами концентрации гусей и казарок в период весенней миграции служат обширные массивы сельскохозяйственных угодий – Олонецкие и Шуйские поля, Ладвинская и Корзинско-Сямозерская низины, северо-восточная часть Заонежского полуострова. Эти территории являются перспективными для создания новых ООПТ для охраны мигрирующих птиц.

На севере крупнейший узел пролета и место скоплений мигрирующих водных и околоводных пернатых находится в Онежском заливе Белого моря; недавно здесь создан природный заказник Сорокский. Другой пункт концентрации мигрантов в карельской части Белого моря приурочен к прибрежным мелководьям от п. Поньгома до п. Калгалакша, где скапливаются многочисленные пролетные стаи многих видов арктической и таежной фауны, в том числе существуют крупные стоянки лебедей (кликун и малого) и черной казарки. Поэтому здесь должны быть продолжены работы по усилению охраны редких и уязвимых видов на прилежащих к нему участках акваторий и побережий (губы Воньга и Поньгома).

Наибольшую значимость из перечисленных выше угодий имеет Олонецкая равнина, где ежегодно во время миграции с европейских зимовок на места гнездования останавливается на отдых и кормежку около 100–150 тыс. гусей и казарок. Максимальная численность птиц в скоплениях до 40 тыс. гусей и казарок в сутки наблюдается здесь в конце апреля – начале мая. Из птиц, занесенных в Красную книгу России на пролете вполне обычны: орлан-белохвост, тундряный лебедь, серый сорокопут, беркут, скопа, сапсан, отмечены также степной лунь, змееяд, большой и малый по-

дорлики, черная и краснозобая казарки, пiskuлька. Эта территория включена в Каталог ключевых орнитологических территорий России международного значения (2000). По всем критериям она соответствует угождам международного значения, включенным в Рамсарскую конвенцию. Однако в Карелии данная территория до сих пор не имеет государственного природоохранного статуса и необходимость создания здесь сезонного заказника несомненна. Эти угожда ежегодно объявляются «Зоной покоя дичи» приказом Государственного комитета Республики Карелия по охране и использованию объектов животного мира и водных биологических ресурсов. Однако такой статус для крупнейшей в северной Европе стоянки гусей и казарок явно недостаточен. В последние годы здесь участились случаи браконьерства, достигшие весной 2010 г. масштабов организованных коллективных охот на охраняемой территории. В итоге половина птиц преждевременно покинула стоянку, а у оставшихся темпы накопления жировых запасов были крайне низкими. Учитывая то, что репродукция гусей во многом зависит от запасов, сделанных в период весенней миграции, популяциям птиц был нанесен ощутимый ущерб. При таком статусе и состоянии охраны, судьба этой массовой стоянки птиц находится под угрозой. Для эффективной защиты Олонецких стоянок мигрирующих птиц Институтом биологии Карельского НЦ РАН был подготовлен и в 2008 г. передан в Правительство Республики Карелия пакет документов на создание здесь федерального зоологического заказника «Олонецкая равнина» (4900 га). Однако эта инициатива не была поддержана ни Управлением Росприроднадзора по РК, ни Министерством сельского, рыбного хозяйства и экологии РК.

2. Перспективным направлением охраны орнитофауны является пропаганда необходимости бережного отношения к редким видам птиц среди населения Карелии.

3. Строгий контроль за соблюдением существующего природоохранного законодательства, в том числе:

- контроль за соблюдением природоохранного режима на существующих ООПТ;
- борьба с браконьерским отстрелом редких видов птиц;
- контроль за отводом участков и проведением рубок леса;
- борьба с весенними палами травы на полях;
- борьба с браконьерским ловом рыбы сетями на мелководьях.

4. Создание искусственных гнездовых платформ для скопы, орлана-белохвоста и беркута и зимняя подкормка птиц двух последних видов мясом падших животных или отходами скотобоен.

5.4. ОБ ОХРАНЕ ОХОТНИЧЬИХ ЖИВОТНЫХ

Охрана охотничьих животных в Карелии за обозримый советский и постсоветский периоды носила преимущественно пассивный характер. Выражалось это в регламентировании сроков и способов охоты, временным запрещением добычи некоторых видов, изменениями Правил охоты и т.п.

Первые серьезные и практические шаги были предприняты в середине 1950-х годов, когда были созданы так называемые «егерские участки». Основными задачами этих территорий были: регулярные учеты численности животных, их охрана, содействие естественному воспроизводству и регламентированная охота. В начале 1960-х годов большинство егерских участков были преобразованы в охотничьи заказники, которые, как и предшествующие им егерские участки находились в ведении Государственной охотничьей инспекции при Совете Министров Карельской АССР. Именно охотничьи заказники на долгие годы стали единственной реально действующей формой охраны и восстановления численности охотничьих животных. Они бы и оставались таковой, если бы не были нарушены основные принципы их создания и функционирования, о которых будет сказано ниже, а затем и исключение территорий такого статуса из категорий охраняемых земель (ООПТ).

Охотничьи заказники, как форма охраны животных известны на протяжении столетий. Они продемонстрировали высокую эффективность при ведении работ по охране редких и малочисленных видов, воспроизводству и расселению животных. К сожалению, в последние десятилетия, ограниченный штат егерской службы и несоблюдение режима переложного действия заказников далеко не всегда позволяли им в полной мере выполнять свое предназначение.

Всего в Карелии до недавнего времени числилось 16 охотничьих заказников регионального значения (Правила охоты в Республики Карелия, 1999; Хохлова и др., 2000).

В последние годы Лаборатория зоологии Института биологии КарНЦ РАН провела специальные исследования по определению результативности действия заказников и оценке целесообразности их дальнейшего существования. Был также составлен проект сети новых временно охраняемых территорий зоологического назначения (Данилов и др., 2000; 2003).

Особенности географического положения Карелии требуют дифференцированного подхода к планированию и созданию сети охраняемых природных территорий, в том числе и заказников. Прежде всего, необходимо учитывать, что северная часть республики лежит в подзоне северной тайги, южная Карелия расположена в среднетаежной подзоне. Эти подзоны различаются не только по растительности, но и по видовому составу охотничьих животных, их численности, некоторым особенностям экологии (суточные перемещения, сезонные миграции, сроки размножения и др.). Существенно различны также распределение, плотность людского населения, размещение и характер населенных пунктов, особенности хозяйственной деятельности человека на севере и юге Карелии.

Данные обстоятельства убеждают в необходимости принципиально разного подхода при организации заказников на севере и юге республики; очевидно, что площади временно охраняемых территорий на севере должна быть в полтора – два раза больше, чем на юге.

Кроме того, в основу планирования размещения и организации заказников были предложены следующие принципы:

1. Территориальный. Заказники следует размещать относительно равномерно по ландшафтным, зоогеографическим и административным единицам.

2. Функциональный. Основной задачей данных территорий является охрана животных в местах и во время размножения и выведения потомства (тока, места гнездования, отела), переживания неблагоприятных условий (зимовки птиц, зимние концентрации копытных), на путях миграций и в районах предмиграционных конgregateй животных. Весьма существенна роль заказников в увеличении численности и расселении животных на соседние территории.

3. Переложный. Заказники – не заповедники, срок их действия ограничен, поэтому по истечении действия ограничений на пользование животным миром и выполнения задач временного заповедования, этот режим переносится на ближайшую территорию, аналогичную прежней, где и организуется новый заказник; предшествующую же целесообразно перевести в статус охотничьего хозяйства.

В результате разработки проекта было также предложено Комитету по природным ресурсам по Республике Карелия и Госкомохоте обратить внимание на развитие заказников с выраженной специализацией, особенно тех, где основными охраняемыми животными являются лось и лесной северный олень на путях их миграций и зимовок.

Научное издание

МОНИТОРИНГ И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

*Печатается по решению Ученого совета
Института биологии
Карельского научного центра РАН*

При оформлении обложки использованы фотографии
А. Френкеля, Д. Панченко, К. Тирронена

Издано в авторской редакции

Сдано в печать 10.12.2010. Формат 60х84^{1/8}. Гарнитура Times.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 30,0. Усл. печ. л. 36,0.
Тираж 300 экз. Изд. № 136. Заказ № 924.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
Петрозаводск, пр. А. Невского, 50